

# INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII  
LIBRARY

MAY 28 '62

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,  
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,  
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

---

Volume VIII - Décembre 1961 - Numéro 4

MASSON & C<sup>ie</sup> ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE



## INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

*Publiée sous les auspices de*

**L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

### COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CARTHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E 1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3 Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail Paris-VI<sup>e</sup>, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAINIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo Japan.

### PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1961

France et Communauté Française : **50 NF**

Étranger { Dollar U. S. A. : 14  
              { Francs Belges : 700

Également payable au cours officiel  
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Communauté Française : **45 NF**

Étranger { Dollars : 12,85  
              { Francs Belges : 642,50

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.  
              b) Virement par banque sur compte étranger.  
              c) Mandat International.  
              d) C. C. P. Paris 599.

### ADMINISTRATION

MASSON et C<sup>ie</sup>, Éditeurs  
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>

o o

### SECRÉTAIRE

M. Jacques LECOMTE  
Laboratoire de Recherches Apicoles  
" LA GUYONNERIE "  
BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise)



# MITTEILUNGEN ÜBER DATEN DES HOCHZEITSFLUGES VERSCHIEDENER AMEISENARTEN IN UNGARN UND ERGEBNISSE VON VERSUCHEN DER KOLONIEGRÜNDUNG IM FORMICAR BEI DIESEN ARTEN

von  
Andras ANDRASFALVY  
(Budapest. — Ungarn.)

Die im Schrifttum in Hülle vorhandenen Daten über Schwärmzeiten von Ameisen, über Klein- und Mischkolonien und über Koloniegründungsversuche in künstlichen Nestern waren mir Veranlassung meine Beobachtungen und Versuche aus Ungarn zusammenzustellen und die dort gefundenen Lebensrhythmen mit Funden aus anderen Gebieten zu vergleichen.

Zu meinen Koloniegründungsversuchen benützte ich folgende Methode:

Die begatteten Weibchen wurden nach dem Hochzeitsflug, und zwar nach dem sie ihre Flügel abgelegt hatten, in Glastuben gegeben. Es standen mir dazu leere Injektionsampullen und Tablettenröhrchen zur Verfügung in der Größe von 1,5 ml bis 5 ml. Diese Tuben wurden fest mit Watte verschlossen und entweder mit dem Watteverschluß voraus in einen Gipsblock eingepipst, oder sie kamen in ein Einmachglas oder in eine Blechbüchse mit feuchter Erde. Es zeigte sich, daß der Abkühlungseffekt der Gipsoberfläche die Entwicklung in den eingepipsten Gläsern gegenüber den anderen verzögerte. Die Jungkolonien wurden dann in horizontale Gipsnester oder Zementnester oder in vertikale Holzrahmen mit Glaswänden übersiedelt.

In den Vertikalnestern, in denen keine verdunstenden Flächen vorhanden waren, wurden bestimmte Partien ständig bewässert. In den Gips- und Zementformicarien waren immer verschiedenfeuchte Kammern vorhanden.

Durchgeführt habe ich meine Versuche in Budapest in einem Mansardenzimmer im 3. Stock mit Nordlage. Wenn ich im Ausnahmefall ein Nest beheizte, ist das im Text angegeben. Als Heizung benützte ich ein von vornherein eingebautes Glasröhrchensystem, in welchem durch einen elektrischen Widerstand erwärmtes Wasser nach dem Gravitationsprinzip zirkulierte.

## *Ergebnisse.*

Es werden in diesem Abschnitt die aufgezeichneten Daten und Versuchsgänge dargestellt und gleich mit einigen Literaturangaben in Beziehung gebracht.

*Messor structor* Latr. : Hochzeitsflug 8. Mai 1958 Budapest.  
 Erste Eier 10. Mai 1958  
 Imagines 2. August 1958

Die Zahl der erstjährigen Nachkommenschaft am 27. August 1958 zeigt Tabelle 1.

TABELLE 1. — DIE NACHKOMMENSCHAFT DER AM 8. MAI 1958 GESCHWAERMTE *Messor structor* WEIBCHEN AM 27. AUGUST 1958 ABGEZAEHLT.

Nr.	IMAGINES.	PUPPEN.	LARVEN.	EIER.
1.	11	3	1	—
2.	10	6	4	—
3.	8	4	5	—
4.	7	6	4	—
5.	6	5	4	2
6.	6	—	—	10
7.	3	2	5	5
8.	2	3	5	—
9.	1	—	1	1
10.	1	4	—	5
11.	1	—	—	6
12.	—	1	2	12
13.	—	1	4	8
14.	—	3	6	—

In volkreichen Jungfamilien wurden die Imagines klein und mehr oder weniger uniform ; wo die Zahl der Imagines geringer war, gab es darunter auch wesentlich größere Individuen.

Diese Kolonien wurden in ihren Glastuben in einem Behälter mit feuchter Erde zur Entwicklung gebracht, wie eingangs beschrieben.

In früheren Jahren, als ich die Glastuben in einem angefeuchteten Gipsblock eingemauert hielt, verzögerte sich die Entwicklung erheblich : im Jahr 1952 bis Anfang Oktober, im Jahr 1953 (Hochzeitsflug 26. April), erschienen keine Imagines. Abweichend von den meisten Angaben finden wir einige Mitteilungen von herbstlichen Schwärmen, so von EIDMANN auf den Balearen und von FOREL aus Südfrankreich (zitiert von KUSNEZOV-UGAMSKI, 1927).

*Solenopsis fugax* Latr. Die Lebensgeschichte ist von HÖLLDOBLER (1928, 1936), und RÖSSLER (1941, 1951) ausführlich beschrieben.

(Eigene Daten.) Hochzeitsflug 1., 6. und 21. Sept. Budapest.  
 Erste Eier im Frühling 1958 Budapest.  
 Imagines ab 25. Juli 1958 Budapest.

Die Zahl der Nachkommenschaft zeigt die Tabelle 2.



TABELLE 2. — DIE NACHKOMMENSCHAFT DER IM SEPTEMBER 1957 GESCHWAERMTE  
*Solenopsis fugax* WEIBCHEN AM 27. AUGUST 1958.

Nr.	IMAGINES.	PUPPEN.	LARVEN.
1.	13	13	—
2.	13	—	8
3.	11	—	4
4.	10	—	10 ungefähr
5.	8	8	3
6.	8	8	—
7.	7	—	5 ungefähr
8.	4	4	5
9.	3	3	3
10.	3	—	9
11.	—	1	—

Im Jahr 1955 fand ich in den Ampullen ebenfalls im Monat August die ersten beweglichen Imagines (u. a. 25. August 1955) — Laut RÖSSLER (1951) fangen die Weibchen auch im geheizten Zimmer nicht vor dem nächsten Frühling an Eier zu legen, und die Entwicklung der Erstlinge dauert 163—169 Tage.

*Prenolepis imparis* Say v. *nitens* Mayr. WHEELER (1930) beschäftigt sich erschöpfend mit der seltsamen Biologie der amerikanischen Abart, und hebt besonders ihr geringes Wärmebedürfnis hervor. Tatsächlich äußert sich dies auch im Formicar; nie konnte ich nämlich die Tiere auf der Heizröhre sitzend sehen, wenn ich sie in beheizten Nestern hielt.

Schwärmedaten	2. Mai 1954	Budapest.
	28. April 1955	Budapest.
	3.—4. April 1957	Budapest.
	3. April 1961	Budapest.

Der Hochzeitsflug wurde erst von SAY in Indiana beschrieben (nach WHEELER, 1930), und RÖSSLER (1937) schildert ihn in ähnlicher Weise. Die Kopula geschieht im Gegensatz zu den verwandten *Lasius* Arten auf der Erde.

Die Koloniegründung ist selbständig, wie sie schon WHEELER (1930) auf Grund einzeln in der Erde verborgen gefundener Weibchen annimmt. RÖSSLER (1937) behauptet das Gegenteil, denn er fand nur kleine Kolonien in den oberen Erdschichten, welche er als junge Adoptions-Kolonien ansah.

Meine Versuche beweisen die selbständige Koloniegründung für diese Art.



## Die Daten der Aufzuchten in 1955 :

Eier	8. Mai 1955.
Puppen	2. Juli 1955.
Imagines	26. Juli 1955.
Fast alle Imagines entwickelt	1. August 1955.

Die Zahl der Nachkommen im Herbst war 21, 12 und 6.

Von den Arbeiterinnen saugten sich 4, 3 Individuen, bzw. 1. Individuum mit Zuckersaft voll (Honigtöpfe), und blieben den ganzen Winter durch so. RÖSSLER (1937) behauptet, daß die Koloniegründung eine unselbstständige sei, und mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art oder von *Lasius emarginatus* erfolgt. Er habe auch gemischte Kolonien von *Lasius emarginatus* und *Prenolepis* gefunden. Dies halte ich auf Grund meiner Versuche für unwahrscheinlich. Es sei denn, es bestünden biologisch verschiedene Rassen, wie es z. B. für *Formica rufa* angenommen wird.

*Lasius niger* L. Fast jedes Jahr hatte ich Gelegenheit neben dem sommerlichen Hochzeitsflug einen herbstlichen Hochzeitsflug zu beobachten :

12. Sept. 1952	Miskolc,	27. Sept. 1956	Alsógöd,
1. Okt. 1952	Miskolc,	30. Sept. 1956	Kékestető,
2. Sept. 1953	Abasár,	21. Okt. 1956	Budapest,
15.—20. Okt. 1954	Komló,	21. Sept. 1957	Budapest,
22. Sept. 1955	Vácrátót,	? Sept. 1958	Budapest,
		25. Sept. 1959	Budapest.

In allen diesen Fällen konnte ich feststellen, daß die Eiablage nur im folgenden Frühling begann. Die ersten entwickelten Imagines erschienen am 22. August 1955 (Hochzeitsflug 1954). Kaum ein Monat später (13. Sept. 1955) entwickelten sich die Erstlinge von Weibchen des Hochzeitsfluges vom 20. Juli 1955. Eines der im Herbst geschwärmten Weibchen erzog 26 Imagines (ohne daß das Weibchen gefüttert wurde). Das war bisher in meinen Studien eine Gipfelleistung.

Wenn die Sommer-Weibchen in demselben Jahr ihre Brut nicht aufziehen konnten, was in den feuchten Gipsblöcken regelmäßig der Fall war, bekamen sie die ersten Imagines im nächsten Jahr im Monat Juni oder Juli, nachdem sie mit großen Larven überwintert hatten.

STITZ (1939) fasst die Daten mehrerer Autoren bezüglich der Schwärmzeit zusammen : sie „fällt hauptsächlich in das Ende des Juli, bis Anfang August“ (vermutlich sind das Angaben aus Deutschland), „doch zuweilen auch schon in den Anfang des Juni (SCHENCK) und reicht mitunter in den September (CRAWLEY) und Oktober (RUZSKY) hinein“. Diese verschiedenen Angaben stammen wohl immer von anderen Gegenden. Von diesen ist die letzte von Russland merkwürdig. Schwärmende Tiere fand ich bisher in Ungarn im August noch nicht, so kann ich behaupten, daß es hier zwei scharf getrennte Schwärmezeiten gibt, wobei in der Biologie der Weibchen auch ein Unterschied besteht. Bemerkenswert ist in dieser



Beziehung WHEELERS und Mc CLENDONS (1903) Bericht von Dimorphismus der Weibchen bei *Lasius latipes*.

*Lasius emarginatus* Oliv. Der Hochzeitsflug fängt Mitte Juli an, so wie bei *Lasius niger*, nur können wir bei dieser Art die schwärmenden Tiere nach der Abenddämmerung an Lampen beobachten und die Schwarmzeit dauert den ganzen August hindurch. Am spätesten fand ich einzelne herumkriechende Weibchen beim Balaton-See am 31. August 1955; am frühesten am 21. Juni 1954, aber das war auch nur ein einzelnes geflügeltes Weibchen bei einer Lampe in der Gemeinde Baj. Alle eingesammelten Weibchen legten kurz nach ihrem Hochzeitsflug Eier, und brachten ihre Brut im Juni oder Juli des nächsten Jahres auf, nachdem sie mit großen Larven überwintert hatten. Obwohl es mir noch nicht gelang, ist es doch recht wahrscheinlich, daß die früher, also Mitte Juli ausgeflogenen Weibchen schon im selben Jahr ihre Brut aufziehen können, geradeso wie *Lasius niger*, mit welcher Art *L. emarginatus* in Entwicklungsgeschwindigkeit und auch sonst viel gemeinsam hat. Die Erstlinge im folgenden Jahr des Fluges krochen aus ihren Puppenhüllen immer ungefähr gleichzeitig mit jenen der *L. niger*. Herbstliche Schwärme konnte ich noch nicht beobachten.

*Lasius alienus* L. Diese *Lasius niger* so nahe stehende Art schwärmt merkwürdigerweise wahrscheinlich nur ab Mitte August, und nach einer Beobachtung vom 15.—20. Oktober (1954 Komló), wo zwischen den *Lasius niger* Weibchen auch *L. alienus* zu finden waren. Viele befruchtete Weibchen sammelte ich am 27. August 1956 in Budapest des nachts unter Straßenlampen. Eier wurden nur im Frühjahr abgelegt, und die Imagines in Sommer erzogen.

Die Zahl der Erstlinge am 10. Oktober 1957 war: 13, 13, 13, 13, 11, 11, 11, 10, 9, 7, 7, 4, 2, 2, 1, 1. Es ist leicht möglich, daß zur Zeit der Zählung schon einige Arbeiterinnen gestorben waren.

*Lasius umbratus* bzw. *mixtus* Nyl. Einzelheiten über die Naturgeschichte der abhängigen Koloniegründung dieser Arten wurden von GÖSSWALD (1938) und HÖLLDOBLER (1952, 1953) eingehend behandelt.

Die im Hochsommer ausfliegenden Weibchen dieser parasitischen Art habe ich von *Lasius niger* Arbeiterinnen adoptieren lassen. Die Zahl der letzteren war erst 5—10. Nach Abklingen der ersten Erregungen (nach 2 Tagen) wurden noch nachträglich 20—50 Arbeiterinnen zugesetzt, und es wurde reichlich für Puppen der Hilfsameisenart gesorgt. (Auf Einzelheiten der Adoption, sowie auf das Benehmen der Weibchen usw. soll hier nicht eingegangen werden.) Mit dieser Methode konnten volkreiche Adoptionskolonien erreicht werden, in welchen das Weibchen mit bald angeschwollener Gaster schon nach 2—3 Wochen Eier legte. In mehreren mit großer Brut überwinterten volkreichen Adoptionskolonien töteten die Wirtsameisen ihre artfremde Weisel im nächsten Jahr in den ersten warmen gewitterigen Sommertagen, wenn schon eine beträchtliche Menge



Brut vorhanden war. Es wurden auch die jungen Arbeiterinnen gleich nach dem Schlüpfen und teils auch im Puppenstadium in volkreichen Adoptionskolonien von den Wirtsameisen vernichtet. Nur in verhältnismäßig kleinen Völkern gelang es *L. umbratus* Brut aufzubringen, manchmal aber nachdem die Weisel leider schon vorher getötet worden war. Wenn die ersten gelben Imagines glücklich geschlüpft waren, ging die Aufzucht der darauf folgenden Imagines schon ohne Schwierigkeiten vor sich. Das geschieht im günstigsten Fall in dem der Adoption folgenden Jahr (die Brut überwintert im Stadium großer Larven), oder es kann das im nächsten Jahr geschehen, wenn die Wirtsameisen schon zum Teil ausgestorben sind. Wenn dann die *L. umbratus* Arbeiterinnen schon eine gewisse Zahl erreicht und die Wirtsameisen an Zahl übertroffen haben, beginnt meist plötzlich vor einem Gewitter die Ausrottung der Wirte. So entsteht eine Reinkolonie, welche sich aber unter künstlichen Bedingungen, — wenigstens in meinen Versuchen — nicht weiter vermehren konnte, sondern nach und nach aussterben mußte. Die kleinen Mischkolonien, in denen die *L. umbratus* Arbeiterinnen immer wieder getötet wurden, sodaß nur die Weisel und die Brut von *Lasius umbratus* vorhanden war, lebten dagegen weiter. Bei der sorgfältigsten Fütterung mit Insekten und Zuckersaft gingen die reinen *Umbratus*-Kolonien allmählich ein, zuletzt das Weibchen, obwohl die Nahrung auch bei Tageslicht ohne Zögern angenommen wurde. So geschah es immer, nachdem die Gelben überhand nahmen und die Kolonie nicht mehr von *Lasius niger* versorgt wurde.

*Lasius fuliginosus* Latr. Die Versuche mit dieser Art führte ich wie bei *L. umbratus* beschrieben durch. In volkreichen Adoptionskolonien fing das Weibchen in der dritten Woche an Eier zu legen. Das Schicksal der *L. fuliginosus* Brut war dem der Brut von *L. umbratus* ähnlich. Nur in einer mäßig großen Kolonie (mit etwa 200 *L. niger* Wirten) gelang es mir die Puppen noch zu Lebzeiten der adoptierten Weisel zum Schlüpfen zu bringen. Dies geschah im Sommer 1956 mit einer eben ein Jahr alten Adoption. Die ersten geschlüpften Imagines wurden anfangs zwar von den Wirten mißhandelt, aber sie sammelten sich alsbald dicht um das Weibchen, wie wenn sie es schützen wollten. Die nächsten Arbeiterinnen schlüpften dann in rascher Folge. (So geschah es auch bei einer zweijährigen Adoption, bei welcher schon im vorigen Sommer das Weibchen getötet worden war.) Bis zum Herbst starben die *L. niger* Wirte aus, obwohl keinerlei Streit zu beobachten war. Dieses Volk wurde schon im folgenden Jahr stark und vermehrte sich geschwind und hat auch einen fabelhaften Appetit. Der Gaster der Weisel schwillt im Frühling aufs vielfache an, sie legt ungeheuer viele Eier und nimmt ihre ursprüngliche Form erst im Spätsommer wieder an. Die Brut überwintert in Form verschieden großer Larven und sobald die Temperatur geeignet ist, beginnt die Verpuppung.

Imagines schlüpfen den ganzen Sommer hindurch, doch kann man zwei Perioden unterscheiden, wie bei anderen *Lasius*-Arten. Im Jahr 1957 bekam die Kolonie seit Anfang April Heizung.



Der jährliche Rhythmus stellt sich wie folgt dar :

Erste Puppen der Larven des vorigen Jahres	21. April.
Erste Eier	24. April.
Erste Imagines aus den Puppen geschlüpft	16. Mai.
Erste Larven aus den heurigen Eiern	13. Juni.
(In dieser Zeit schon fast alle Puppen geschlüpft.)	
Massenhafte Verpuppung der heurigen Brut ab	2. Juli.

Von nun an bis Ende September verschieden entwickelte Brut und ununterbrochenes Schlüpfen der Imagines.

### Diskussion.

Die selbständige Koloniegründung der Ameisen wurde um die Jahrhundertwende von mehreren Autoren auf Grund von Formicarversuchen ausführlich beschrieben und demonstriert (Einzelheiten siehe bei STITZ, 1939 ; WHEELER, 1910, usw.).

Es stellte sich später heraus, daß der selbständige Koloniegründungstyp in zwei verschiedene Typen zerfällt (HÖLLDOBLER, 1938). Der erste ohne Zweifel, ursprüngliche Typ, welcher dem der sozialen Wespen nahe steht, kommt bei solchen Arten vor, deren Weibchen von den Arbeiterinnen weniger verschieden gestaltet und nicht mit Reservestoffen versehen sind. Die ersten Versuche führte LUBBOCK mit *Myrmica ruginodis* Nyl. 1875 durch (laut EMERY, 1916). EMERY wiederholte sie mit *M. scabrinodis* v. *Sabuleti* Meinert, und HÖLLDOBLER (1938) mit den Arten *M. laevinodis* und *M. lobicornis* Nyl. In jedem Fall war der Erfolg unter künstlichen Bedingungen von der sorgfältigen Fütterung des Weibchens abhängig. HÖLLDOBLER berichtet auch von einem Weibchen, welches nach dem Verlust der ersten auch sogar aus der zweiten Brut eine neue Kolonie gründen konnte, wenn es an Nahrung nicht Mangel litt. So sind diese Arten in ihrer Koloniegründung und ihrem Hochzeitsflug weniger an eine bestimmte Jahreszeit gebunden. Eine allgemeine Gesetzmäßigkeit, welche sich auf den Zusammenhang zwischen der Schwärmezeit, der Eiablage und der Erscheinung der Erstlingsimagines bezieht, können wir außer dem durch die Temperatur bestimmten Jahresrhythmus kaum erkennen.

Der andere selbständige Typ der Koloniegründung, bei der die ausgeschwärzten Weibchen in ihrem Körper genügend Nährstoff für die Aufzucht ihres ersten Geleges besitzen, ist unter dem gemäßigten Klima weit verbreiteter, herrscht nicht nur in der Unterfamilie Formicinae vor, sondern auch bei den Myrmecinen und Dolichoderinen und wurde in den Tropen ebenfalls aufgefunden (z. B. *Atta*). Die ersten Angaben stammen von Mc COOK (1883) und BLOCHMANN (1885) und beziehen sich auf nordamerikanische Arten und *Camponotus ligniperda* (nach EMERY, 1916). In den ersten Jahren unseres Jahrhunderts beschrieben mehrere Forscher fast gleichzeitig die Koloniegründung bei einer ganzen Reihe

von Arten (siehe STITZ, 1939). Die Frage der Koloniegründung blieb nur bei wenigen Arten ungelöst, obwohl man nach anatomischen Analogien auf die Koloniegründungsweise leicht schließen konnte. So ist es bei *Solenopsis fugax* Latr., von deren selbständiger Koloniegründung HÖLDOBLER (1936) schon mit Sicherheit schreibt, obwohl es nur RÖSSLER (1941) einen entscheidenden Versuch zu praesentieren gelang. WHEELER (1930) vermutet eine solche selbständige Koloniegründung bei *Prenolepis*.

Um so seltsamer wirkt es daher, daß RÖSSLER (1937) bei *Prenolepis*



ABB. 1. — *Solenopsis fugax* ♀ mit einem Erstling. (Phot. Dr. L. Móczár.)

mit unvollständigen Beweisen nur eine abhängige Koloniegründung zu demonstrieren versucht. In meinen Versuchen habe ich die selbständige Koloniegründung für diese Art nachgewiesen.

Im Jahre 1926 stellte EIDMANN ein Schema auf, in welchem er in der selbständigen Koloniegründung auf Grund der zwischen dem Hochzeitsflug, der Eiablage und der Aufzucht der ersten Imagines vergangenen Zeit drei Typen unterscheidet (nach HÖLDOBLER, 1938, und GOETSCH, 1940). Es wurde aber bald klar, daß dieses Schema nicht starr Geltung hat und wenn auch nicht durchaus, so doch in hohem Grade von der Temperatur beeinträchtigt wird (GÖSSWALD, 1938; GOETSCH, 1940; HÖLDOBLER, 1950). So können wir auch von den verschiedenen klimatischen Faktoren bezw. von dem Jahrgang und den Zuchtmethoden abhängig neue Ergebnisse erwarten.

Der Zeitpunkt des Hochzeitsfluges ist bei einigen Arten gar nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden. So finden wir bei *Myrmica* die verschiedensten Daten. Auch eigene Beobachtungen sprechen dafür, daß



vom April bis September ein Hochzeitsflug möglich ist. Wahrscheinlich geschieht die Paarung bei dieser Gattung auch im Nest, und wenn die Weibchen in ihrer Brutpflege auch so plastisch sind, ist es durchaus möglich, daß abgesehen davon, ob die Schwärmezeit früh oder spät war, sich eine Koloniegründung im warmen Halbjahr, entweder mit überwinterten Larven, oder von im selben Jahre gelegten Eiern vollzieht.

Eine Beibehaltung eines allerdings entwickelteren Schemas in Sinne EIDMANNS ist bei der Koloniegründung des zweiten Typs (HÖLLEDOBLER,



Abb. 2. — *Prenolepis imparis* v. *nitens*. Jungfamilie mit verschieden gefüllten Kröpfen. (Phot. Dr. L. Móczár.)

1938) weitgehend berechtigt. Die Reserven der jungen Weibchen erschöpfen sich bald, und wenn wir annehmen, daß eine Koloniegründung mit ständiger Fütterung auch ein zweites Mal erreicht werden kann, so ist das im Freiland doch kaum möglich. Eine gewisse Verschiebung in den Zeitpunkten des Ausfliegens und der Eiablage bzw. des Schlüpfens der Imagines kann vom Jahrgang bestimmt sein, und es kann dadurch auch der Erfolg von Zeit zu Zeit beeinträchtigt werden, besonders bei suboptimalen Standortsbedingungen und an Arealgrenzen.

Weitere Bedingungen des Zeitpunktes einer erfolgreichen Koloniegründung sind die Dauer der Entwicklung und der Wärmeanspruch der verschiedenen Entwicklungsstadien. Erstere kann extrem lang sein, so bei *Lasius fuliginosus*, und auch bei der ganzen Gattung *Lasius*, wo nur die im frühen Juli geschwärmten Weibchen der anspruchslosen *L. niger* im selben Jahr ihre Brut aufziehen konnten, die übrigen aber nur im folgenden Sommer dazu kamen. Die Brut ist je nach Art und Entwicklungsstadium Temperaturschwankungen gegenüber verschieden empfindlich.

So überwintern bei uns Puppen überhaupt nicht; Eier erscheinen auch im Freiland meist nur im Spätwinter; Larven sind bei *Formica*, *Prenolepis*, *Myrmecocystus* im Winter überhaupt nicht vorhanden, und so ist es auch bei herbstlich schwärmenden Weibchen von *Solenopsis* und *Lasius niger* bezw. *alienus*. Man müßte noch die Frage der abnormalen Ueberwinterung der Geschlechtstiere im Mutternest ohne Begattung prüfen. Solche sind im Winter z. B. bei *Solenopsis* und *Lasius niger* zu finden, aber es ist höchst fraglich ob, sie regelmässig dann noch im Frühjahr begattet



Abb. 3. — *Lasius fuliginosus* ♀ in einer jungen Adoption bei *Lasius niger* mit *fuliginosus* Larven.  
(Phot. Dr. L. Móczár.)

werden können. Gösswald (briefende Mitteilung) hat das Schwärmen von *Solenopsis fugax* im Maingebiet im Mai beobachtet.

Von unseren mitteleuropäischen Daten weichen nun die nördlicheren und südlicheren bei derselben Art wahrscheinlich erheblich ab. Wheeler (1930) behauptet, daß bei „our other northern Ants“ wie z. B. *Camponotus herculeanus* und *C. caryae* die Geschlechtstiere im Neste bis zum nächsten Frühsommer zurückgehalten werden. Hölldobler (1950) vermutet auf Grund seiner Standortstudien, daß die *Camponotus herculeanus*-Weibchen in Nordkarelien regelmäßig im Mutternest überwintern und im folgenden Sommer ausfliegen. Bei uns überwintern *C. ligniperda* dagegen schon mit einer jungen Brut. Wegen des längeren Sommers ist ein zweiter Geschlechtstiernachschub bei *Lasius niger* in Ungarn und wahrscheinlich auch in ganz Südosteuropa möglich und auch gesetzmäßig. Die übrigens im Frühling schwärmenden *Messor* hat Eidmann auf den Balearen, Forel in Südfrankreich (Kusnezov-Ugamski, 1927) im Herbst fliegen sehen. Mit diesen kann das ungewöhnliche Schwärmen von *Tetramonium caespitum*



in Gewächshäusern im Februar und März analog sein. Die teils blastogene, teils trophogene Determination der Geschlechtstiere, was schon bei *Formica rufa* von GÖSSWALD und BIER (1953, 1954), ausführlich beschrieben wurde, muß noch bei *Lasius* nachgewiesen werden, aber die Annahme, daß für die Aufzucht von Geschlechtstieren eine zweite günstige Periode im Hochsommer etwas verschiedene Bedingungen schafft und damit einen gewissen Dimorphismus verursacht (siehe WHEELER, 1903), scheint berechtigt zu sein.

Im Zusammenhang mit der merkwürdigen plötzlichen Umstimmung der Wirts- und Parasitenameisen bei einem sich nähernden Gewitter, berufe ich mich auf SAJÓ (1896), der neben anderen Insekten auch die Ameisen als „lebendige Barometer“ bezeichnete, ohne von den erstaunlich synchronisierten Hochzeitsflügen zu sprechen. Es sei hier auch auf GÖSSWALD verwiesen, der in seinem Waldameisenbuch auf das spezifische Verhalten den Waldameisen vor Gewitter hinweist.

Es sei noch auf das Scheitern der Formicar-Kultur trotz geglückter Koloniegründung der Arten *Lasius umbratus*, *flavus* und *Prenolepis imparis* hingewiesen. Eben das Gelingen der Koloniegründung und Aufzucht der Erstlinge läßt vermuten, daß es sich hier nicht um ein extremes ökologisches Bedürfnis handelt, sondern daß der Uebergang von der gegenseitigen bzw. Reservestoffernährung zum Zucker und Insektenfleisch eine fatale Erschütterung bedeutet. Merkwürdig ist, daß eben diese Arten im hohen Grade auf Blatt-, bzw. Wurzellauskultur eingestellt sind. Der Zuckersaft kann keineswegs mit dem Honigtau als gleichwertig betrachtet werden; letzterer enthält sicherlich für diese Arten unentbehrliche Stoffe, welche die anderen Arten anderwegs finden, oder synthetisieren. Beachtenswert ist, daß sich meine *Lasius fuliginosus* Kolonie ausgezeichnet im Formicar hält.

### Zusammenfassung.

Es werden in Ungarn beobachtete Daten des Hochzeitsfluges für folgende Arten mitgeteilt:

- 1° *Messor structor* Latr.
- 2° *Solenopsis fugax* Latr.
- 3° *Prenolepis imparis* Say. var. *nitens* Mayr.
- 4° *Lasius niger* L.
- 5° *Lasius emarginatus* Oliv.
- 6° *Lasius alienus* L.
- 7° *Lasius umbratus* bzw. *mixtus* Nyl.
- 8° *Lasius fuliginosus* Latr.

Für die genannten Arten wird auch über die geglückte Koloniegründung im Formicarversuch berichtet.

Es werden biologische Fragen diskutiert.

### Verzeichnis der benützten Literatur.

1916. EMERY (C.). — La fondazione delle società di *Myrmica*. Considerazioni sull'alimentazione delle formiche (*Nota letta alla Rendiconto Accad. d. Sci. dell' Ist. di Bologna nella sessione del 13. Febr.*).
1910. GOETSCH (W.). — Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten (*Probleme der Biologie*, Bd. 4, Akad. Verl. Ges., Leipzig).
1938. GÖSSWALD (K.). — Grundgesetzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von *Lasius umbratus mixtus* Nyl. (*Zschr. f. wiss. Zoologie*, 151, 1).
1953. GÖSSWALD (K.), BIER (K.). — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis*, Retz (*Zoologischer Anzeiger*, 151, 126-134). — 1954. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufa-pratensis minor* Gössw. (*Insectes Sociaux*, 1, 229-246).
1928. HÖLLDOBLER (K.). — Die Biologie der diebischen Zwergsameise *Solenopsis fugax* und ihrer Gäste (*Biol. Centralbl.*, 48, 3). — 1936. Beiträge zur Kenntnis der Koloniegründung der Ameisen (*Biol. Centralbl.*, 56, 5-6). — 1938. Weitere Beiträge zur Koloniegründung der Ameisen (*Zool. Anz.*, 121, 3-4). — 1950. Neue Beobachtungen über die Koloniegründung der Ameisen, und Stellungnahme zum Eidmannschen Schema (*Zschr. f. ang. Entom.*, 34, 2). — 1950. Weitere Mitteilungen über der Ameisenfauna Nordkareliens. Ueber die Koloniegründung von *Camponotus herculeanus* (*Zschr. f. ang. Entom.*, 31, 4). — 1952. Ueber den Brutpflegeinstinkt sozialparasitischer Ameisenweibchen (*Zschr. f. ang. Entom.*, 34, 2). — 1953. Beobachtungen über die Koloniegründung von *Lasius umbratus* Nyl. (*Zschr. f. ang. Entom.*, 34, 4, 598 p.).
1927. KUSNEZOV-UGAMSKY (N. N.). — Ueber den Hochzeitsflug der Ameisen (*Revue Zoologique Russe*, 7, 77-102).
1937. RÖSZLER (P.). — Biologie der Honigameise *Prenolepis* (*Entom. Rundschau*, 54, 17, 28, 30). — 1941. Die Biologie der Diebsameise *Solenopsis*, und ihre Verwandbarkeit zur Ameisenbekämpfung (*Biol. Centralbl.*, 61, 7-8). — 1951. Myrmekologisches aus dem Jahre 1938 (*Zool. Anz.*, 146, 88-96).
1896. SAJÓ (K.). — Eleven barometrumok (*Term. tud. közlöny Budapest*, 28, 573-581).
1939. STITZ (H.). — Ameisen oder Formiciden (*Die Tierwelt Deutschlands* usw., G. Fischer Verl., Jena).
1903. WHEELER (W. M.), McCLENDON (J. F.). — Dimorphic queens in an American ant *Lasius latipes* Walsh (*Biol. Bull.*, 4, 4).
1930. WHEELER (W. M.). — The ant *Prenolepis imparis* Say (*Annals of the Entom. Soc. of America*, 23, 1-26).



# NOUVELLES RECHERCHES SUR LA SYSTÉMATIQUE ET L'ÉTHOLOGIE DES TERMITES CHAMPIGNONNISTES DU GENRE *BELlicosITERMES* EMERSON

par

Pierre-P. GRASSÉ et Charles NOIROT

[Mission biologique en Afrique Équatoriale, Fondation Singer-Polignac, et Laboratoire  
d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris (VI<sup>e</sup>).]

## SOMMAIRE

<b>Introduction</b> .....	312
<b>Étude systématique</b> .....	313
<i>Bellicositermes natalensis</i> .....	313
<i>Bellicositermes goliath</i> .....	314
Imago ailé femelle (314) ; Grand soldat (316) ; Petit soldat (317) ; Considérations sur les caractères de l'espèce (318).	
<i>Bellicositermes bellicosus</i> .....	320
<i>Bellicositermes bellicosus nova rex</i> subspecies .....	321
Conclusion .....	322
Répartition spatiale des <i>Bellicositermes</i> .....	324
<b>Étude éthologique</b> .....	325
LE NID : ARCHITECTURE ET CYCLE TEMPOREL .....	325
<i>Bellicositermes natalensis</i> .....	326
A, Architecture et types des nids (326) ; B, Genèse et évolution des nids (328) ; C, Transformations et agrandissement de l'habitacle et de la cave (332) ; D, Variation de la structure et ses causes (334) ; Addendum (336).	
<i>Bellicositermes bellicosus</i> .....	336
A, Architecture des nids et ses variations (336) ; B, Remarques (339).	
<i>Bellicositermes bellicosus</i> subsp. <i>rex</i> .....	340
A, Genèse et structure des termitières géantes (341) ; B, Accroissement du tumulus (348).	
LES ALIMENTS .....	352
SUBSTITUTION DE L'ARGILE AUX ALIMENTS PRÉLEVÉS .....	354
LE PROBLÈME DE LA SCIURE DE BOIS .....	354
LE REMPLACEMENT DES SEXUÉS FONCTIONNELS .....	355
Auteurs cités .....	356
Légendes des planches .....	358
INSECTES SOCIAUX, TOME VIII, n° 4, 1961.	

## INTRODUCTION

La systématique des grands Termites champignonnistes reste des plus confuses. L'accord sur la définition même des genres est loin d'être unanime. HOLMGREN le premier (1912) tente une définition précise de ceux-ci et réunit dans le genre *Termes* les espèces de grande taille dont les soldats possèdent un labre terminé par une languette hyaline pointue ; il y distingue deux sous-genres, *Macrotermes* et *Termes* s. str. FULLER (1921), pour des raisons de nomenclature, englobe l'ensemble sous le nom de *Macrotermes*, considéré comme genre, mais sans le subdiviser. EMERSON (1925) y distingue deux sous-genres, *Macrotermes* s. str. et *Bellicositermes*, correspondant aux sous-genres de HOLMGREN, et presque en même temps SJÖSTEDT (1926) propose, pour les mêmes groupes d'espèces, les noms de *Macrotermes* et *Amplitermes* considérés comme des genres distincts. Genre ou sous-genre, *Bellicositermes* a évidemment priorité sur *Amplitermes*. Mais, ultérieurement, EMERSON lui-même (1928) émet des doutes sur la validité du sous-genre qu'il a nommé, puis finalement le rejette. C'est sous son influence que le catalogue de SNYDER (1949) ne reconnaît que le genre *Macrotermes* sans aucune coupure, et cette manière de voir est partagée par de nombreux auteurs.

Dès 1937, l'un de nous (GRASSÉ) traitait *Bellicositermes* comme un genre indépendant, et l'étude biologique des formes africaines nous a convaincus que la distinction entre *Bellicositermes* et *Macrotermes* est fondée (GRASSÉ et NOIROT, 1951), bien que les formes orientales posent à cet égard des problèmes non encore résolus (1). Nous avons accordé une importance particulière aux caractères éthologiques, bien plus significatifs que la morphologie très uniforme de ce groupe ; de nouvelles observations faites en 1956-57 ont renforcé notre opinion à cet égard. Nous essaierons ici d'apporter quelques éclaircissements à la distinction des espèces africaines des groupes *bellicosus* et *natalensis*.

A s'en tenir à la littérature, le problème paraît très embrouillé. L'espèce *bellicosus* fut créée par le Dr Solander à qui SMEATHMAN (1781) avait confié ses échantillons ; l'ailé décrit provenait de Sierra Leone ; une description plus complète fut donnée par HAGEN (1853), non d'après les exemplaires de SMEATHMAN, mais d'après des Insectes provenant du Mozambique ; HAVILAND (1898) décrit, d'autre part, « *Termes* » *natalensis*, du Natal, et SJÖSTEDT (1900) établit la distinction entre les deux espèces d'après les caractères suivants : ailes de l'imago de *natalensis* plus longues, soldats de *bellicosus* plus grands, avec deux sillons frontaux, divergeant vers l'avant à partir de la fontanelle. En outre, SJÖSTEDT (1899, 1900) décrit *Termes goliath*, très voisin de *bellicosus*, mais s'en distinguant par

(1) Ainsi, l'espèce *gilvus*, que l'un de nous a pu observer récemment (NOIROT, 1959), se rapproche des *Bellicositermes* africains par sa morphologie et la structure de son nid, mais ses meules à champignons sont très différentes et s'apparentent plutôt à celles des *Macrotermes* s. str.



la taille plus grande des imagos et des soldats. Il est certain que ces trois espèces étaient jusqu'alors confondues sous le nom de *bellicosus*. Ultérieurement, d'autres espèces furent créées, d'après des critères aussi peu sûrs que la taille des soldats, la longueur des ailes des imagos, et presque toujours sur l'examen d'un très petit nombre de spécimens, souvent d'un seul. Étant donné l'ampleur des variations intraspécifiques, dont nous donnons maints exemples, la validité des diverses espèces doit être soumise à un contrôle. Il serait souhaitable de procéder à une revision complète du genre *Bellicositermes*, tâche considérable, nécessitant non seulement la redescription minutieuse des types originaux (quand ils existent encore), mais l'étude précise de la variation au sein de chaque espèce, en fonction de la distribution géographique et des conditions écologiques ; nous ne pouvons, faute de moyens, entreprendre un tel travail.

On n'a pas tenu suffisamment compte, selon nous, des caractères *éthologiques* tels qu'ils s'expriment notamment dans la structure du nid (voir, par exemple, le cas des *Apicotermes* et formes voisines : GRASSÉ et NOÏROT, 1954 ; EMERSON, 1956). C'est en nous fondant sur ses particularités biologiques que nous avons distingué et nommé *Bellicositermes rex*, le constructeur des termitières géantes de la partie septentrionale du Bassin congolais (GRASSÉ et NOÏROT, 1949, 1957). Si, aujourd'hui, nous estimons qu'il s'agit d'une simple variété de *B. bellicosus*, nous tâcherons de montrer, dans les pages qui vont suivre, que, par les particularités de son comportement, il constitue bien une unité systématique. On ne peut douter que la connaissance précise de l'éthologie soit appelée à fournir de précieux documents au classificateur, surtout lorsqu'il s'agit d'espèces sociales.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

### *Bellicositermes natalensis* (Haviland).

*Bellicositermes natalensis*, de prime abord, n'offre aucune difficulté de détermination, car la forme et surtout l'architecture de son nid sont tout à fait caractéristiques. Il est le constructeur des termitières « cathédrales », dont nous rappelons l'architecture page 326.

Morphologiquement, ses soldats se reconnaissent assez facilement par l'absence de sillons frontaux, par la taille et par la sclérification moins forte des nota thoraciques, surtout du metanotum ; toutefois, les variations de taille sont considérables d'une termitière à l'autre, si bien que les plus grands exemplaires se rapprochent beaucoup du type *bellicosus*. En revanche, nous ne savons pas distinguer les imagos ! Si l'on se réfère aux clés de détermination de SjöSTEDT, le seul caractère utilisable est la longueur des ailes : chez *natalensis*, l'aile antérieure varie entre 34 et 36 mm ; chez *bellicosus*, entre 26 et 32 mm. En fait, la longueur de l'aile antérieure varie beaucoup plus. FULLER (1922) notait déjà des extrêmes de 31,5 et 40 mm, et nous avons observé des dimensions comprises entre 28 et

33 mm (1). La comparaison soigneuse d'imagos de *natalensis* et de *bellicosus* de provenances variées ne nous a pas permis de trouver des différences constantes ; la taille est sensiblement la même (*bellicosus* très légèrement plus grand en moyenne), les yeux sont parfois plus petits et les ocelles un peu plus larges chez *natalensis*, mais ces caractères sont trop variables pour être utilisables. Aussi pensons-nous qu'il convient d'accueillir avec les plus grandes réserves toute détermination fondée sur la seule considération des imagos (2).

L'espèce *convexus*, décrite par GRASSÉ (1937) sur des échantillons recueillis à Man et à Touba (Côte-d'Ivoire), se rattache à *Bellicositermes natalensis* et, étant donné la variabilité de celui-ci, ne mérite d'être considérée que comme une variété.

### *Bellicositermes goliath* (Sjöstedt).

Il n'existe de cette espèce que des descriptions peu précises, et ses seules représentations sont les photographies qu'en donne HOLMGREN (1912) ; nous avons pensé tout d'abord que *goliath* n'était pas distinct de *bellicosus*, mais une étude approfondie nous amène, au contraire, à considérer *B. goliath* comme une bonne espèce. Il se peut toutefois que l'examen d'échantillons plus nombreux montre des formes de transition avec *bellicosus* et oblige à modifier cette opinion.

Voici la description de *B. goliath*, fondée sur les cotypes donnés par SJÖSTEDT au *Muséum d'Histoire Naturelle de Paris* (1 ailé ♀, 1 grand soldat, 1 petit soldat, provenant du Kilimandjaro).

#### IMAGO AILÉ FEMELLE

Grande taille ; coloration générale brun assez foncé, dessous du corps plus clair ; fémurs plus clairs que les tibias. Tête un peu plus claire en arrière ; une tache claire autour de la fontanelle, une petite tache claire entre la fontanelle et chaque ocelle, une plage un peu plus claire en avant de chaque ocelle. Sur le pronotum, une zone jaunâtre médiane en forme de T et une tache claire près de chaque angle antérieur. Meso et metanotum plus foncés en arrière qu'en avant. Ailes transparentes, seuls la nervure costale et le secteur radial sont sclérifiés et colorés. Tête arrondie (fig. 1, A), yeux modérément saillants, ocelles assez petits, ovales ou réniformes, peu saillants, éloignés de l'œil d'une distance égale à leur diamètre. Région fontanelle déprimée ; il en part vers l'avant deux larges sillons divergents, laissant entre eux une éminence médiane

(1) Les ailes les plus petites sont celles d'exemplaires récoltés à Myriah, près de Zinder (Niger), c'est-à-dire à la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce, tandis que les plus grandes ailes mesurées par FULLER provenaient d'Afrique du Sud.

(2) Il est à peu près certain que le *Termes bellicosus* de SMEATHMAN est en réalité ce que nous appelons aujourd'hui *B. natalensis*. Le dessin et les dimensions des grands soldats et surtout l'architecture du nid (planche VI de Smeathman) l'attestent. Mais, dans un problème déjà complexe, un changement d'état civil des espèces aggraverait la confusion. A Dieu ne plaise que cette remarque ne tombe sous les yeux d'un de ces nomenclateurs professionnels qui, sous le fallacieux prétexte de mise en ordre, bouleversent inconsidérément la zoologie !



dont le relief est très marqué juste en avant de la fontanelle. Le tégument céphalique présente un aspect ridé, surtout net en avant de la fontanelle et des ocelles.

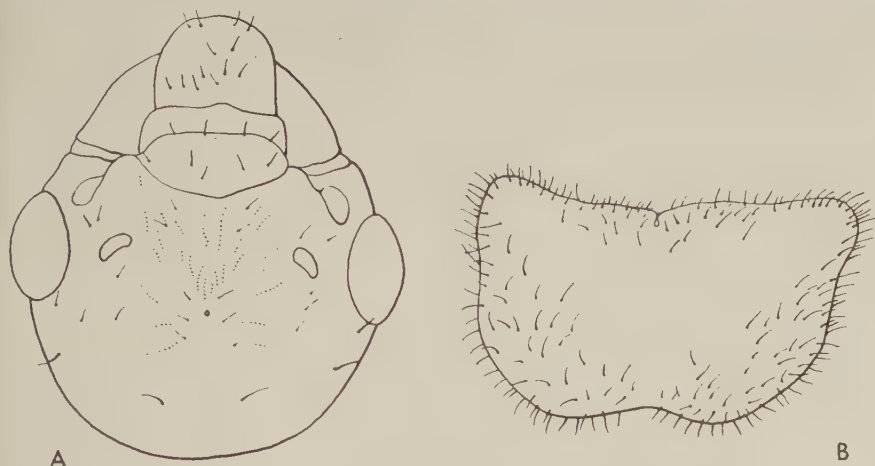


FIG. 1. — *Bellicositermes goliath* Sjöst.

A, tête d'un imago femelle vue par la face supérieure ; B, pronotum.

Post-clypeus court (un peu moins de la moitié de sa largeur), modérément saillant.

Pronotum trapézoïde (fig. 1, B), aussi large que la tête, un peu ensellé ; bord

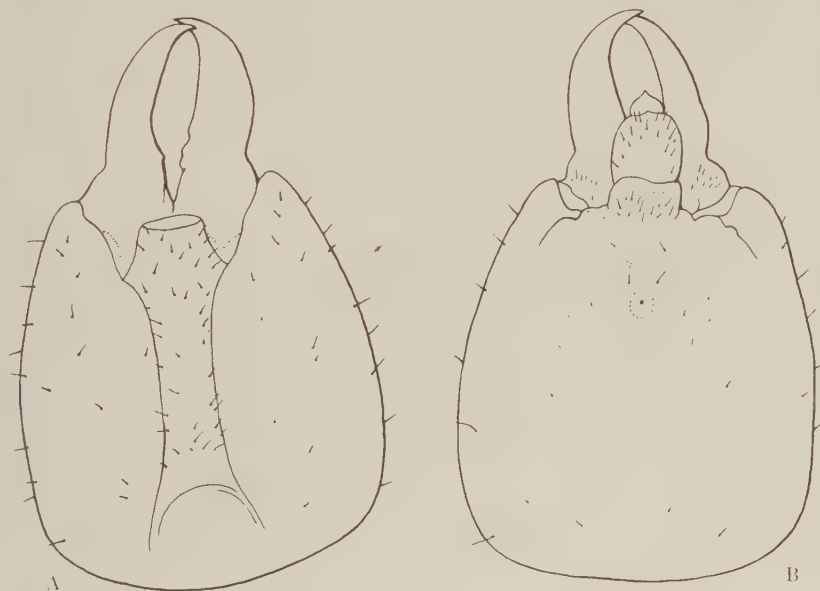


FIG. 2. — Tête d'un grand soldat de *B. goliath*.

A, face inférieure ; B, face supérieure.

antérieur légèrement concave, un peu sinueux avec une très petite encoche médiane, angles antérieurs aigus mais mousses, angles postérieurs arrondis mais encore marqués, bord postérieur légèrement concave. Bords postérieurs des meso et metanotum très

faiblement concaves (presque rectiligne sur le metanotum). Antennes : dans l'unique exemplaire, les articles terminaux manquent, deuxième article un peu plus court que le quatrième, un peu plus long que la moitié du troisième.

Tête portant quelques soies (autour de la fontanelle notamment), pronotum garni de nombreuses soies sur tout son pourtour ; la pilosité est absente de toute la partie déprimée dessinant un Y, meso et metanotum ne portant que quelques soies dans la



FIG. 3. — Labres de grands soldats.

A à C, *Bellicositermes bellicosus* (Myriah, Niger) ; D et E, *B. bellicosus rex* ; F et G, *B. goliath*.

partie postérieure. Pilosité des tergites abdominaux augmentant d'avant en arrière ; pour chaque tergite, les soies sont toujours localisées dans la moitié postérieure ; même disposition pour les sternites, mais avec des soies plus longues et un peu plus nombreuses.

Longueur de l'aile antérieure	42 mm	Largeur du pronotum	4,07 mm
Largeur de l'aile antérieure	9,8 mm	Longueur du pronotum	2,15 mm
Longueur de l'aile postérieure	39,5 mm	Diamètre de l'œil	1,12 mm
Largeur de l'aile postérieure	10,1 mm	Longueur de l'ocelle	0,39 mm
Largeur de la tête		Largeur maximum de l'ocelle	0,22 mm
avec les yeux	4,11 mm	Largeur du labre	1,37 mm
Largeur de la tête en arrière			
des yeux	3,96 mm		

#### GRAND SOLDAT

Tête jaune rougeâtre un peu plus foncée vers l'avant ; mandibules noires, à base brun-rouge, gula plus foncée que le reste de la face inférieure. Nota thoraciques brun jaunâtre, nettement plus foncés sur leur pourtour, tergites abdominaux brunâtres ; tibias légèrement plus sombres que les fémurs.



Tête ovale allongée, rétrécie en avant (fig. 2) ; de la fontanelle punctiforme partent vers l'avant deux sillons limitant un triangle un peu déprimé dont la base est formée par le postclypeus ; gula fortement rétrécie à partir de son tiers antérieur ; labre allongé, légèrement asymétrique, terminé par une languette hyaline d'aspect charnu (fig. 2, *F* et *G*). Mandibules puissantes dont la largeur diminue d'arrière en avant ; courbure vers l'intérieur très marquée, progressive à gauche, intéressant surtout la partie apicale à droite. Antennes de 17 articles, le troisième (le plus long) égal au double du deuxième, quatrième un peu plus long que le deuxième. Nota thoraciques importants (fig. 4, *E* et *F*), fortement sclérifiés. Pronotum ensellé, lèvre antérieure bien déve-

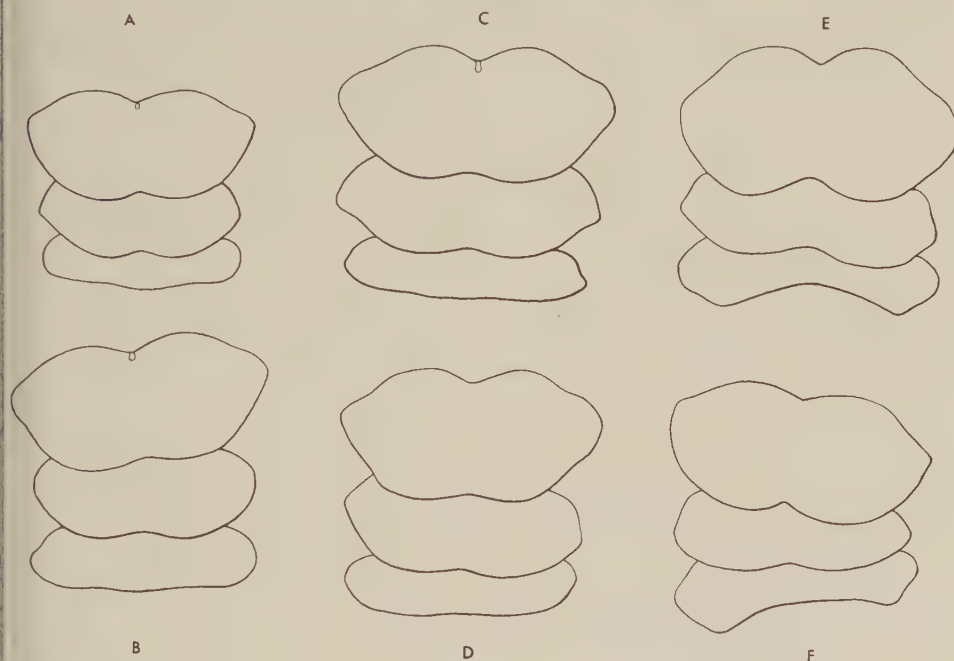


FIG. 4. — Thorax de grands soldats, vus par la face dorsale.

A et B, *Bellicositermes bellicosus* (A, de Myriah, Niger ; B, de Niamey, Niger) ; C et D, *Bellicositermes bellicosus rex* (Bambari, République Centrafricaine) ; E et F, *Bellicositermes goliath*.

loppée, bord antérieur échancré au milieu ; metanotum large, angles latéraux relevés vers le haut, bord postérieur nettement *concave*.

Tête portant quelques fines soies, éparses ; labre garni d'une vingtaine de soies plus longues (mais aucune soie sur la languette terminale) ; un groupe de petits poils sur la partie supéro-externe de la base des mandibules ; face inférieure de la tête presque glabre à l'exception de la gula, qui porte d'assez nombreuses petites soies.

Pro, meso et metanotum garnis d'assez longues soies assez peu nombreuses. Pilosité beaucoup plus fournie sur l'abdomen (tergites et sternites) et sur les pattes (tibiaux surtout).

#### PETIT SOLDAT

Couleur analogue à celle du grand, mais plus claire, pilosité du même type. Tête plus allongée, à sillons frontaux nets mais moins profonds, mandibules proportionnellement plus longues, grêles, fortement courbées vers l'intérieur ; labre presque symé-

trique. Vue de profil, la face inférieure de la tête est beaucoup plus bombée ; la gula, plus saillante, a des bords latéraux presque parallèles. Nota thoraciques presque pas sclérifiés ; pronotum trapézoïdal, lèvre antérieure réduite, bord antérieur échancré au milieu ; metanotum large à bord postérieur *concave*. (La faible sclérification et la couleur claire de l'unique petit soldat examiné tiennent peut-être au fait qu'il avait mué depuis peu de temps.)

## DIMENSIONS DES SOLDATS.

	COTYPE KILIMANDJARO.	KATANGA.
GRANDS SOLDATS :		
Longueur de la tête, mandibules comprises .....	9,42	8,90-9,32
— — sans les mandibules .....	6,48	6,28-6,79
Largeur de la tête .....	6,03	4,80-5,22
Longueur de la gula .....	4,46	4,46-4,86
Largeur maximum de la gula .....	1,77	1,45-1,67
— minimum — .....	1,07	1,02-1,25
Longueur de la mandibule gauche .....	3,44	3,38-3,45
Largeur du pronotum .....	4,50	4,30
— du mesonotum .....	4,15	3,95
— du metanotum .....	4,20	4,05
PETITS SOLDATS :		
Longueur de la tête, mandibules comprises .....	5,90	5,50
— — sans mandibules .....	3,76	3,57
Largeur de la tête .....	3,19	2,85
Longueur de la gula .....	2,69	2,35
Largeur maxima de la gula .....	1,00	0,88
— minimum de la gula .....	0,78	0,78
Longueur de la mandibule gauche .....	2,50	2,50
Largeur du pronotum .....	2,57	
— du mesonotum .....	2,25	
— du metanotum .....	2,41	

## CONSIDÉRATIONS SUR LES CARACTÈRES DE L'ESPÈCE

Ces descriptions sont fondées sur un seul individu de chacune des trois castes étudiées ; elles sont donc insuffisantes, car elles ne permettent pas d'avoir une idée de la variation des caractères envisagés, ce qui est essentiel. De la comparaison d'échantillons de diverses provenances, nous retiendrons les faits suivants :

IMAGO : Se distingue d'abord, comme Sjöstedt l'avait noté, par sa grande taille, nettement supérieure à celle de *bellicosus* ou de *natalensis* (dimensions de la tête, longueur des ailes) ; mais aussi par la petitesse de l'ocelle, dont les dimensions en valeur absolue sont légèrement inférieures à celles observées dans les autres espèces, malgré la taille générale plus grande.



GRAND SOLDAT : La taille est assez variable et ne permet nullement à elle seule de séparer les soldats de ceux de *B. bellicosus* ; la forme de la tête varie encore beaucoup plus ainsi que la gula, qui a souvent les bords presque parallèles (échantillons de Tanga et d'Élisabethville) ; les mandibules, ni par leur galbe ni par leurs dimensions, ne donnent non plus de bons caractères (bien qu'elles soient généralement un peu moins épaisses que chez *rex* et *bellicosus*). Le labre est très peu asymétrique, alors que l'asymétrie est un peu plus marquée chez *bellicosus* et surtout chez *rex*, mais c'est le thorax qui fournit les meilleurs critères. De tous les *Bellico-*

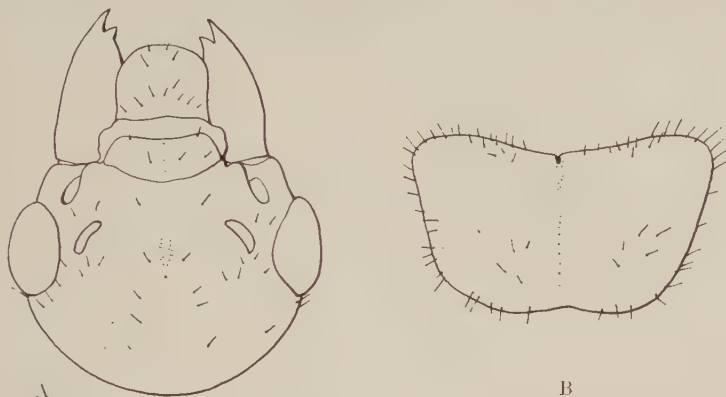


FIG. 5. — *Bellicositermes bellicosus*, image femelle, fonctionnel.

A, tête vue par la face supérieure ; B, pronotum.

*sitermes*, *B. goliath* est celui qui possède les nota thoraciques les plus développés ; les plus sclérifiés ; la forme du pronotum est assez variable, la lèvre antérieure est généralement plus développée que chez *rex* et *bellicosus* ; le metanotum est, lui, caractéristique, par la *concavité de son bord postérieur* ; c'est là un caractère assez sûr pour la diagnose de *B. goliath* : en outre, la largeur du metanotum est un peu supérieure à celle du mesonotum, alors que c'est presque toujours l'inverse pour *rex* et *bellicosus* (fig. 4).

*Bellicositermes goliath* ainsi compris est un Insecte de l'Est africain (Kilimandjaro, Katanga, Nyassa...), du moins pour les échantillons que nous avons examinés. Toutes les déterminations antérieures sont à revoir ; ainsi des exemplaires de *Bellicositermes* en provenance du Dahomey et déterminés par Sjöstedt comme *goliath* doivent appartenir, selon nous, à l'espèce *bellicosus* (Muséum National d'Histoire Naturelle, E. Megi, 1904).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 ♀ ailée ; 1 grand soldat ; 1 petit soldat ; Kilimandjaro. Cotypes donnés par Sjöstedt. — 2 grands soldats, Afrique Orientale, Tanga, Gierra, Sjöstedt det. 1904. — ♂ et ♀ ailés, 1 grand soldat, Afrique centrale anglaise, Zombo. Mus. Cambridge 1899 (déterminé d'abord par Sjöstedt comme *bellicosus*, puis comme *goliath* ; voir « Monographie », p. 96). Ces 3 échantillons sont au Muséum d'Histoire Naturelle. Trois grands soldats, 1 petit soldat, Élisabethville ; échantillons que nous devons à l'amabilité du Professeur Emerson, de l'Université de Chicago.

*Bellicositermes bellicosus* (Smeathman).

Il n'est guère possible de savoir à quoi se réfère exactement l'espèce *bellicosus* ; les types de SMEATHMAN sont, croyons-nous, perdus et les descriptions ultérieures de HAGEN et SJÖSTEDT ne sont pas, nous l'avons vu, d'une grande précision ; SJÖSTEDT, notamment, n'a pas su séparer nettement *bellicosus* et *goliath*. Voici comment, selon nous, on peut définir *B. bellicosus* :

IMAGO : pratiquement indiscernable de celui de *B. natalensis* ; de taille un peu plus grande, mais seulement en moyenne. Ocelles assez développés, ovales, proéminents,

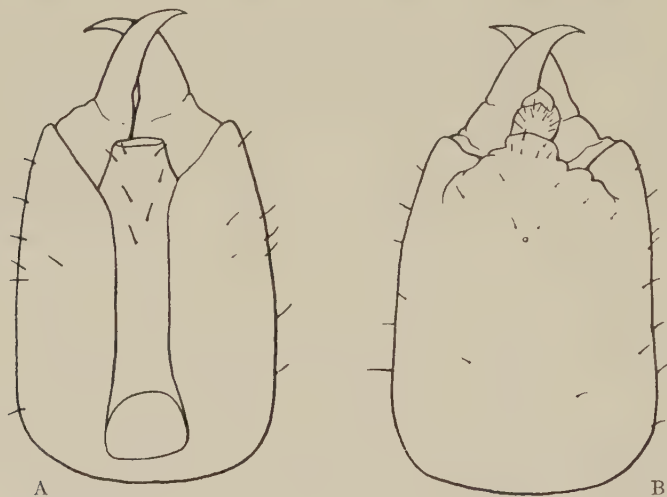


FIG. 6. — Tête d'un grand soldat de *Bellicositermes bellicosus*.

A, face inférieure ; B, face supérieure.

éloignés de l'œil d'une distance voisine de la moitié de leur longueur. Pronotum trapézoïde, mais plus rétréci en arrière que chez *goliath*, bord antérieur à peu près rectiligne (souvent concave chez *natalensis*), légèrement échancré au milieu (fig. 5).

GRAND SOLDAT : taille et forme de la tête très variables ; deux sillons frontaux partant de la fontanelle vers l'articulation mandibulaire ; labre nettement asymétrique ; nota thoraciques fortement sclérifiés ; pronotum légèrement ensellé à lèvre antérieure beaucoup moins développée que la postérieure ; *metanotum* à bord postérieur sensiblement rectiligne, généralement un peu moins large que le mesonotum, mais parfois de même largeur (fig. 3, A à C ; fig. 4, A et B ; fig. 6).

PETIT SOLDAT : mêmes caractères que le grand, mais le *metanotum* est généralement plus large que le mesonotum.

*Bellicositermes bellicosus*, tel que nous le comprenons, reste une espèce très variable ; malgré notre répugnance à créer une nouvelle unité systématique, nous croyons pouvoir définir une variété particulière : *B. belli-*



*cosus rex*, en nous fondant sur des critères morphologiques, écologiques, biologiques, mais en soulignant bien que la séparation avec *bellicosus s. stricto* n'est pas absolument tranchée, qu'il existe des formes de transition.

***Bellicositermes bellicosus*, var. *rex* nov.**

IMAGO (fig. 7, A et B) : taille un peu supérieure à *bellicosus*, mais inférieure à *goliath*. Ocelles très développés, de longueur presque égale à la moitié du diamètre oculaire ; très saillants, très larges ; en vue dorsale, l'ocelle a un contour brièvement ovalaire, au lieu de l'aspect allongé ou réniforme habituel.

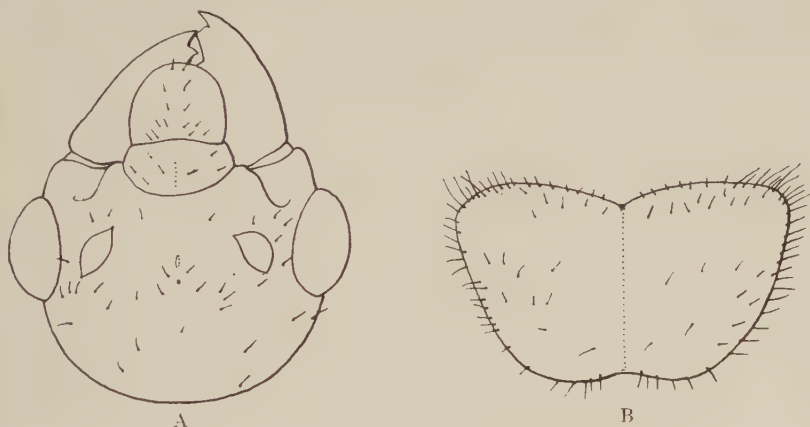


FIG. 7. — *Bellicositermes bellicosus rex*.

A, tête d'un imago femelle ; B, pronotum du même.

GRAND SOLDAT (fig. 3, D et E ; fig. 4, C et D ; fig. 8) : mêmes caractères que celui de *bellicosus*, mais taille généralement plus grande ; il n'est pas possible de les distinguer à coup sûr.

PETIT SOLDAT : mêmes remarques que pour le grand.

CARACTÈRES BIOLOGIQUES : Voir 2<sup>e</sup> partie.

MATÉRIEL EXAMINÉ : 4 imagos ailés, reine, soldats grands et petits, ouvriers grands et petits de la colonie T. 621 (colonie type), Bossembe (République Centrafricaine), 10-6-1948 ; nombreux exemplaires de toutes les castes provenant de plusieurs autres nids de la même localité. Autres échantillons récoltés en République Centrafricaine, 50 km au nord de Bangui ; Bambari, Gounouman près d'Alindao ; Boukoko près de M'baiki ; Berberati.

Il est très probable que les divers échantillons décrits par EMERSON (1928) sous le nom de *Macrotermes (Bellicositermes) bellicosus* appartiennent à la variété *rex* ; grande taille des soldats, dimensions de l'ocelle des imagos

provenant de régions où les termitières « géantes » sont nombreuses (Bassin de l'Uélé). *Bellicositermes rex*, ainsi défini, est (voir 2<sup>e</sup> partie) une forme localisée à la bordure nord du bassin congolais ; les savanes du sud de l'Oubangui et de l'Uélé forment son domaine et il pénètre même en forêt, alors que *B. bellicosus s. str.* est avant tout une forme de steppe.

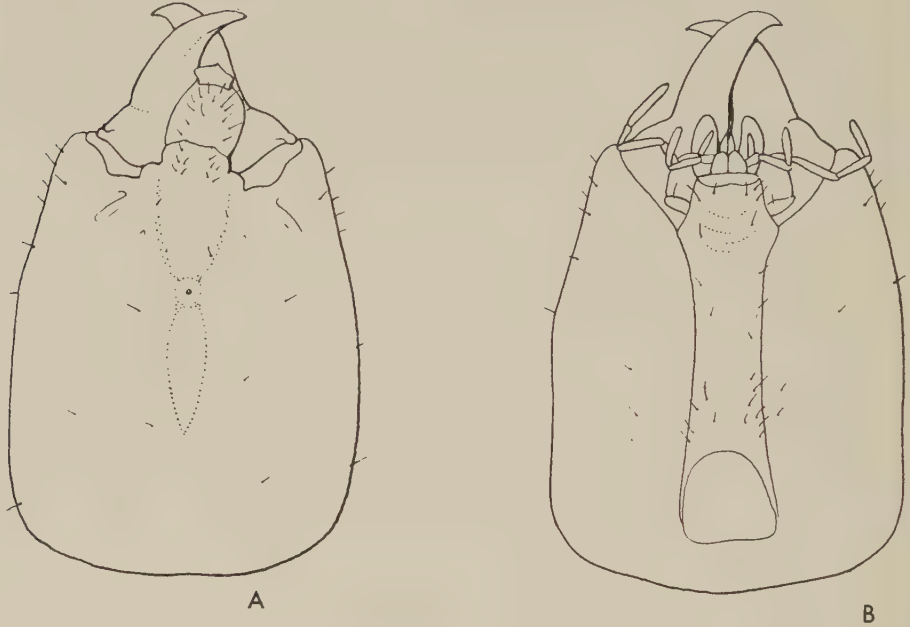


FIG. 8. — *Bellicositermes bellicosus rex*, tête d'un grand soldat.

A, face supérieure ; B, face inférieure.

Il existe des transitions entre les deux types, et c'est ainsi que les *Bellicositermes bellicosus* observés au sud-est de Fort-Lamy sont intermédiaires, tant par leur nid (p. 339) que par leur morphologie : alors que les soldats, grands et petits, sont de taille relativement petite, plus petits que nos exemplaires de *rex*, les imagos tendent vers le type *rex* par le développement de leurs ocelles, bien que leur taille soit celle de *bellicosus s. str.* (voir tableau p. 323). Il reste à préciser si ces formes intermédiaires se retrouvent ailleurs et s'il est possible d'établir une corrélation entre ces variations morphologiques, d'une part, et les données géographiques, écologiques, biologiques, d'autre part.

### Conclusion.

Maintes espèces décrites de *Bellicositermes* sont si imparfaitement connues dans leur anatomie et leur éthologie qu'on ne peut apprécier leur valeur réelle.

*Bellicositermes bellicosus*  
(Imagos rois et reines).

	MYRIAH (3 ind.).	FORT-LAMY (4 ind.).
Largeur de la tête avec les yeux .....	3,32-3,38	3,26-3,42
— — en arrière des yeux .....	2,84-3,00	2,86-3,00
Largeur du pronotum .....	3,15-3,26	3,11-3,23
Longueur du pronotum .....	1,65-1,69	1,69-1,73
Diamètre de l'œil .....	1,05-1,07	1,07-1,10
Longueur de l'ocelle .....	0,41-0,45	0,45-0,50
Largeur de l'ocelle .....	0,24-0,25	0,28-0,30
— du labre .....	1,05	1,05-1,10

*Bellicositermes rex*, dimensions des imagos (mesures portant sur 12 individus).

		MOYENNE.
Longueur de l'aile antérieure .....	37,5 - 41 mm	39,5 mm
Largeur — — .....	9,2 - 9,5 mm	9,4 mm
— de la tête avec les yeux .....	3,45- 3,65 mm	3,57 mm
— — en arrière des yeux .....	2,94- 3,23 mm	3,06 mm
— du pronotum .....	3,26- 3,55 mm	3,39 mm
Longueur du pronotum (mesurée sur la ligne médiane) .....	1,54- 1,92 mm	1,77 mm
Diamètre de l'œil .....	1,02- 1,15 mm	1,09 mm
Longueur de l'ocelle .....	0,50- 0,55 mm	0,53 mm
Largeur de l'ocelle .....	0,32- 0,34 mm	0,33 mm
— du labre .....	1,10- 1,17 mm	1,13 mm

Nous inclinons à reconnaître au sein du genre seulement deux grandes espèces : *B. natalensis* et *B. bellicosus*, insérant dans cette dernière *B. jean-neli* (GRASSÉ, 1937) (fig. 9). Des caractères morphologiques passablement nets et des traits éthologiques accentués permettent de les séparer avec une quasi-certitude. *B. goliath*, dont la biologie reste fort mal connue, paraît très proche de *B. bellicosus*.

Plus nous avançons dans notre connaissance des Isoptères africains, mieux nous comprenons que les espèces, à quelques rares exceptions près, sont en fait une mosaïque de populations ayant en propre un petit nombre de caractères, tant anatomiques qu'éthologiques.

Ainsi que nous l'avons écrit ailleurs, la consanguinité, qui est la règle dans la plupart des unions entre sexués essaimant, et la loi pour les couples royaux de remplacement, favorise le maintien de petits caractères sans importance quant à la survivance de l'espèce et crée une forte ségrégation entre populations voisines.



Aucune espèce de Termite n'a encore été étudiée sur l'ensemble de son aire de distribution géographique et sa variation n'a été appréciée que par le moyen de données fort peu nombreuses, c'est-à-dire sans grande portée.

L'absence de genitalia, l'impossibilité de trouver des caractères génériques constants dans la nervation des ailes des Termitidae, le recours obligatoire à des caractères trop souvent comparatifs rendent très malaisée la tâche du systématicien et expliquent l'incertitude qui règne sur la valeur



FIG. 9. — *Bellicositermes bellicosus jeanneli*, de l'Omo. Grand soldat.  
A, face dorsale du thorax ; B, face supérieure du labre.

de nombreuses espèces. Aussi tendons-nous à accorder de plus en plus d'importance au comportement dont certains traits se révèlent être très constants.

### *La répartition spatiale des Bellicositermes.*

Le genre *Bellicositermes* est strictement inféodé au Continent africain. Il a besoin d'une température extérieure élevée, encore qu'il paraisse capable de supporter des écarts assez importants de celle-ci.

Mais trois conditions exercent sur sa répartition spatiale une grande influence. *Primo*, il faut que les parties du nid où se développe le couvain soient maintenues à une température de 28-29° C, et cela ne paraît possible que si la température extérieure, moyenne, est élevée ; *secundo*, la présence de roches plastiques (argiles diverses, kaolinite...) est indispensable à la construction de la région centrale ou habitacle du nid ; *tertio*, le besoin d'aliments humides ou d'eau en nature est impérieux ; les *Bellicositermes* ne peuvent vivre dans les zones de très grande siccité, mais l'existence, à proximité de leur nid, d'une nappe phréatique leur permet de subsister même sous des climats très secs (au moins pendant une période de l'année) (cf. GRASSÉ et NOIROT, 1948).

Il est sûr que d'autres conditions interviennent dans la répartition géographique des *Bellicositermes*. Ainsi, nous ignorons les causes qui les font disparaître de la vaste forêt du Gabon, alors qu'ils sont présents dans celle de la Haute-Sanga (régions de Nola, Salo). L'écologie de ce genre, si caractéristique de l'Afrique noire, mérite une étude particulière.

Les Macrotermitinae de la grande espèce *Bellicositermes natalensis* s'étendent sur d'immenses espaces, dépassant probablement au nord la latitude de Myriah, (à 23 km à l'est de Zinder), et atteignant approximativement en Union Sud-africaine la latitude de 30° S. Les côtes atlantique et indienne les limitent à l'est et à l'ouest.

*Bellicositermes bellicosus* paraît avoir moins d'exigence à l'égard de l'humidité que *natalensis*. Nous l'avons trouvé à la latitude de Zinder, où règne une très sévère saison sèche pendant de longs mois, et ESCHERICH, au cours de son voyage en Érythrée, paraît bien n'avoir rencontré que le *Bellicositermes bellicosus*, auquel on peut assigner comme limite nord les 16<sup>e</sup>-17<sup>e</sup> degrés de latitude nord (Sénégal, Thiès).

Sa limite sud demande à être précisée ; d'après FULLER (1922), ce Termite atteint le Transvaal, où il présenterait diverses variétés ; COATON (1950), au contraire, écrit que sa présence n'est certaine qu'en quelques points du nord de l'Union Sud-Africaine et de l'Afrique du Sud-Ouest. Tout récemment, l'un de nous (NOIROT, 1960) a déterminé comme *B. bellicosus* des Termites récoltés par la *Lund University Expedition* dans les Outeniqua Mountains (province du Cap), c'est-à-dire à 50 km seulement de la côte sud, aux environs du 33<sup>e</sup> parallèle, et à une altitude de 2 000 pieds !

## ÉTUDE ÉTHOLOGIQUE

### LE NID : ARCHITECTURE ET CYCLE TEMPOREL

Les *Bellicositermes* sont de tous les animaux ceux qui élèvent les constructions les plus grandioses. Nous avons calculé que le tumulus du *Bellicositermes bellicosus* sub. sp. *rex* atteint non rarement un volume qui dépasse 1 600 m<sup>3</sup> ! Et il ne s'agit là que de la partie épigée de l'édifice ; la partie hypogée occupe plusieurs centaines de mètres cubes (plus de 1 700 pour un nid de 15 m de rayon).

L'architecture et l'évolution du nid varient non seulement selon les deux grandes espèces *natalensis* et *bellicosus*, mais aussi au sein des variétés ou sous-espèces les composant.

Facteurs génétiques et écologiques interfèrent très certainement et modifient le comportement ; ils impriment aux termitières de chaque variété un cachet particulier.

Plusieurs caractères se montrent constants : le couple royal fonde la société dans le sol et, en règle générale, à une assez grande profondeur ; l'habitacle est toujours construit en matériaux plastiques (argiles diverses) ; la termitière ne communique avec l'extérieur que par la périécie, dont les

longues galeries s'ouvrent temporairement à l'extérieur pour livrer passage aux colonnes d'ouvriers récoltant, à l'air libre, fragments de bois et de graminées.

Aucun dispositif d'aération n'existe dans la termitière. Le nid parcourt dans le temps un cycle correspondant à celui de la société, dont il est en quelque sorte le reflet. Il conserve son unité et sa croissance est pratiquement indéfinie (mais non continue).

### *Bellicositermes natalensis.*

A. ARCHITECTURE ET TYPES DES NIDS. — Cette espèce construit un nid qui, normalement, au bout d'un certain temps, devient en grande partie épigé.

La partie épigée, même lorsqu'elle se complique de flèches, de clochetons (nids cathédrales), se compose d'une épaisse muraille de terre qui entoure l'habitacle où se trouvent la cellule royale, toutes les meules à champignons et le couvain.

Un espace plus ou moins grand, la paraécie, sépare l'habitacle de la muraille. La liaison entre les deux est assurée par des rubans ou bandes d'argile. L'habitacle, fait de lames d'argile soudées les unes aux autres, s'élève sur une épaisse plate-forme d'argile que supportent des piliers plus ou moins coniques ; l'espace qui s'étend entre la plate-forme et le sol sous-jacent se nomme la *cave* (GRASSÉ, 1937). Pour la nomenclature des parties du nid, nous envoyons le lecteur à nos publications antérieures (GRASSÉ, 1937 ; GRASSÉ et NOIROT, 1951, 1956).

Des différences importantes s'observent entre les nids de régions distinctes et parfois entre ceux d'un même district. Nos recherches, portant sur de vastes territoires, nous ont fait connaître 3 types de nids construits par des *Bellicositermes natalensis* en apparence identiques.

*Type I.* — *Nids en cathédrale* avec une pointe principale, ou clocher, flanquée de flèches secondaires ou clochetons en nombres variables. Clocher et clochetons se terminent en pointes plus ou moins aiguës. L'espace périhabitaculaire ou paraécie, bien marqué, est traversé par des pièces d'union allant de la muraille à l'habitacle, un vide parfois très important sépare celui-ci de la muraille. Un tel nid finit par ne plus avoir de partie hypogée, sauf la périécie, avec ses galeries sinueuses s'enfonçant plus ou moins dans le sol et s'étendant au loin. A l'état adulte, dans le nid cathédrale, la partie épigée du nid l'emporte de beaucoup sur l'hypogée et l'habitacle est presque entièrement au-dessus du niveau du sol (Pl. III, IV et V). Ce nid est celui même qui a été figuré par SMEATHMAN (1784) (Pl. V et VI). Toutefois, ce voyageur, n'ayant pas dégagé la partie inférieure, n'a vu du nid ni le socle de l'habitacle, ni les piliers (cf. fig. 28) (GRASSÉ, 1937).

De tels nids cathédrales existent certainement en Sierra Leone, en Gui-



née, en Côte-d'Ivoire (Pl. I), au Niger, au Moyen-Congo, en certains points de la République Centrafricaine (région de Bambari). Ils atteignent jusqu'à 4,50 m de haut.

*Type II. — Nid en dôme*, flanqué de tourelles subcylindriques (Pl. VI). L'habitacle plus massif emplit entièrement la cavité du nid, il se tient, comme dans le type précédent, à un niveau variable du sol, et sa base peut affleurer celui-ci ou presque.

Ce type de nid a été vu en Côte-d'Ivoire. Il ne dépassait pas une hauteur de 2 m.

*Type III. — Nid en tumulus* arrondi, que ne flanquent ni clochetons, ni tourelles. L'habitacle reste à peu près entièrement hypogé ; il tend à augmenter plus en diamètre qu'en hauteur. Nous avons trouvé les plus caractéristiques de ces nids dans la région de Bossembélé (à 150 km au nord de Bangui) (Pl. IX et X). Ils n'atteignent jamais une grande hauteur, au maximum 1,50 m, mais s'étendent largement en surface. Nous les avons vus sous un aspect quelque peu différent au Cameroun, notamment aux environs de Yaoundé.

Voici la description de l'un d'eux fouillé avec grand soin à Bossembélé (Rép. Centrafricaine) (Pl. XI). Extérieurement, il apparaît comme un tumulus surbaissé semblant provenir de la coalescence de plusieurs petits dômes. Sa hauteur maximum est de 50 cm ; son diamètre, de 2 m environ, est difficile à mesurer, sa périphérie étant irrégulière.

L'habitacle repose sur une couche de gravillons latéritiques située à 1,10 m de la surface du sol ; il est entièrement hypogé et de dimensions considérables : 0,85 m de plus grande hauteur, 2 m de plus grande largeur et 2,25 m de plus grande longueur. Son sommet se trouve à 0,25 m au-dessous de la surface du sol, tumulus épigé non compris.

La partie correspondant à la cave est basse, mal formée. De la base de l'habitacle partent des travées verticales en argile irrégulières de forme et de taille très inégale ; elles remplacent les piliers des nids appartenant aux types I et II. Enfin, par endroits, des masses d'argile, ayant jusqu'à 20 cm de diamètre, vont de l'habitacle à la couche de gravillons.

L'habitacle n'est que très partiellement lamellaire et ses lamelles d'argile ont au moins 5 mm d'épaisseur. Les chambres qui contiennent les meules à champignons sont plutôt basses et délimitées par des cloisons épaisses, irrégulières, à plancher à peu près horizontal.

L'habitacle, bien que concentré, n'est pas nettement séparé de l'argile environnante, parce que l'espace périhabitaculaire est encombré de travées épaisses qui partent directement des chambres à meules pour aller s'insérer sur l'argile compacte. Toutefois, par places, l'habitacle est bien limité par une lame d'argile continue qui est peut-être un vestige de l'idiothèque (cf. GRASSÉ et NOIROT, 1951).

La cellule royale occupe une situation excentrique, vers la périphérie de l'habitacle ; elle se trouve au sein d'une volumineuse masse d'argile creusée

de chambres basses et vides (une seule contenait une meule à champignons). Elle est cependant bien individualisée, car une cavité entrecoupée d'épaisses cloisons l'isole de la masse argileuse. La reine, mesurée quatre heures après l'extraction de la cellule, atteint 97 mm de long.

La sciure de bois est entreposée en quantité considérable dans la zone périphérique et supérieure de l'habitacle ; les cavités qui la contiennent sont plutôt des couloirs, larges de 5 à 6 cm et plus ou moins circulaires de section, que des chambres. Cette sciure se compose surtout de fragments de graminées, d'où sa couleur vert sombre. Elle est fortement mouillée de salive.

De la cavité périhabitaculaire part un système de grandes cavités surtout développées en hauteur ; elles mesurent 5 à 10 cm de diamètre. Quelques-unes sont très hautes, mais ne dépassent pas 3 cm de largeur ; elles prennent alors l'aspect de fentes. Certaines ont leur sommet à moins de 15 cm de la surface du sol. Il en est qui partent directement de la cave, juste au-dessus des gravillons latéritiques. Ces cavités s'homologuent, vraisemblablement aux cheminées verticales des jeunes nids des types I et II. Elles sont revêtues d'un enduit d'une exécution soignée, fait de pastilles ou de boulettes d'argile triturée, très exactement juxtaposées.

La périécie pénètre jusque dans la couche des gravillons latéritiques ; ses galeries ont au maximum 2,5 à 3 cm de diamètre. Les gravillons formant le sol de la cave restent couverts d'une pellicule d'argile.

B. — GENÈSE ET ÉVOLUTION DES NIDS. — Ainsi que nous avons eu l'occasion de l'écrire et de le montrer à diverses reprises : un nid de *Bellicositermes* est une œuvre qui passe par un cycle temporel complexe et qui, à l'état adulte, ne se comprend exactement que si l'on connaît sa genèse.

Les nids des types I et III ne se forment pas, semble-t-il, de la même manière, et cela explique en partie les différences de leur structure, bien que leurs plans ne soient pas foncièrement différents.

Dans diverses publications (GRASSÉ, 1944-45 ; GRASSÉ et NOIROT, 1955, 1956), nous avons montré comment se développe, à partir de la chambre nuptiale originelle ou copularium, la termitière. Quelques stades nous manquent, mais cette lacune dans nos connaissances n'empêche pas de connaître le sens même de la transformation. Pour la systématisation des nids de Macrotermitinae, nous envoyons le lecteur à notre mémoire de 1958.

Au départ, les nids des deux types I et III présentent la même structure, et cela, semble-t-il, aussi longtemps qu'ils demeurent entièrement hypogés.

Le nid, peu avant sa sortie en surface, mérite une particulière attention, car c'est à partir de ce stade que paraît s'opérer la séparation des deux types.

*Cas du type III.* — Fidèles à notre méthode, nous décrirons un exemplaire paraissant conforme aux normes de l'espèce, et il nous servira de terme de comparaison.

Le nid en question a été observé dans une savane, à quelques kilomètres



FIG. 10. — Coupe verticale et axiale d'une termitière encore entièrement hypogée de *Bellicositermes natalensis*.

*A*, amorce de la cave ; *C*, « cheminées » ; *E*, périee ; *I*, idiothèque ; *P*, paraécie ; *R*, cellule royale ; *S*, trois tas de sciure de bois sont visibles l'un au-dessus de l'habitable à droite, le deuxième au-dessus de la loge royale, le troisième en bas, à gauche. La meule est unique.

du nid de Bossembélé (République Centrafricaine). Rien à l'extérieur ne trahissait sa présence. Il fut trouvé fortuitement, au cours de fouilles systématiques entreprises pour découvrir les nids d'*Apicotermes arquieri*. L'habitable avait son sommet à 25 cm au-dessous de la surface du sol ; il mesurait 20 cm de haut et 28 cm de plus grand diamètre (fig. 10). Il n'avait



une structure alvéolaire et grossièrement lamellaire qu'à sa base, où se trouvait la cellule royale, laquelle était bien individualisée et portait à sa face inférieure des bosses sur lesquelles elle reposait au contact de la terre, dont la surface avait été travaillée, lissée par les occupants.

L'idiothèque ne persistait qu'à l'état de lambeaux ; l'un d'entre eux couvrait une assez grande surface. La différence avec l'idiothèque continue, qui s'observe dans les nids du même âge ou à peu près appartenant au type I, est très nette. La paraécie était, çà et là, remplie par des constructions alvéolaires et irrégulières.

À l'intérieur, l'habitacle était empli par une énorme meule à champignons indivise ; des cloisons à orientation rayonnante l'incisaient profondément ; ces cloisons étaient soudées à l'idiothèque ou aux alvéoles occupant certaines zones de la paraécie. Les mycotètes abondaient, mais étaient minuscules. Des amas de sciure de bois ont été vus vers la base et la partie supérieure de l'habitacle en quantité moyenne.

De la paraécie et de la cave (ou, mieux, de son ébauche) partaient les galeries de la périécie se dirigeant soit à peu près parallèlement au sol, soit franchement vers la profondeur. Au-dessous de l'habitacle, la terre non maçonnée était percée de nombreuses galeries où le couvain avait été transporté pendant la fouille.

De la paraécie s'élevaient trois cheminées verticales (peut-être y en avait-il une ou deux de plus, mais une forte pluie gênait la fouille et quelques petits éboulements ont peut-être dissimulé d'autres de ces cheminées verticales). Elles se terminaient en cul-de-sac, à une distance variant entre 3 et 5 cm de la surface ; elles envoyaient quelques larges galeries latérales ; dans les cheminées et les galeries latérales débouchaient de nombreuses galeries étroites appartenant à la périécie proprement dite.

D'autres fouilles nous ont livré un nid encore entièrement hypogé, mais de plus grande taille que le précédent (habitacle de 50 cm de diamètre, cellule royale bien maçonnée de 5 cm de large). Les cheminées ascendantes étaient au nombre de 5 à 6. L'idiothèque persistait par lambeaux. Rien de bien important ne séparait ce nid du précédent.

Notons que, dans le plus petit, la base de l'habitacle se trouvait à 10-12 cm au-dessus de la couche des gravillons latéritiques.

La cellule royale, qui se tenait encore en rapport direct avec la terre sous-jacente, occupait, selon toute probabilité, l'emplacement du copularium originel. Le couple fondateur avait donc arrêté son travail de mine avant d'atteindre la couche des gravillons latéritiques, sur laquelle, plus tard, s'appuieront les piliers de l'habitacle et s'étendra la cave.

Les nids adultes à tumulus diffèrent peu de ce stade ; à la meule indivise se substituent de nombreuses meules logées dans des chambres distinctes à cloisons épaisses (beaucoup plus que dans les nids du type I, cathédrale) et, dans une même chambre, il n'est point rare de trouver plusieurs meules. Toutefois, dans ces nids, les cheminées verticales pénètrent dans le tumulus.

Nous pensons avoir élucidé le processus par lequel le nid devient par-

tiellement épigé. Il ne nous a pas été donné d'assister à la naissance même du tumulus, mais à son extension (observations faites à Bogoin, kilomètre 7 de la route allant de Bossembélé à Bossangoa, République Centrafricaine).

Il s'agissait d'un tumulus de grande taille (longueur : 2,85 m ; largeur : 2,45 m ; hauteur : 0,74 m), assez compact, présentant des bosses atténuées et non nettement séparées. Après quelques fortes pluies, ce tumulus a été l'objet de la part de ses occupants de travaux importants. On observait à

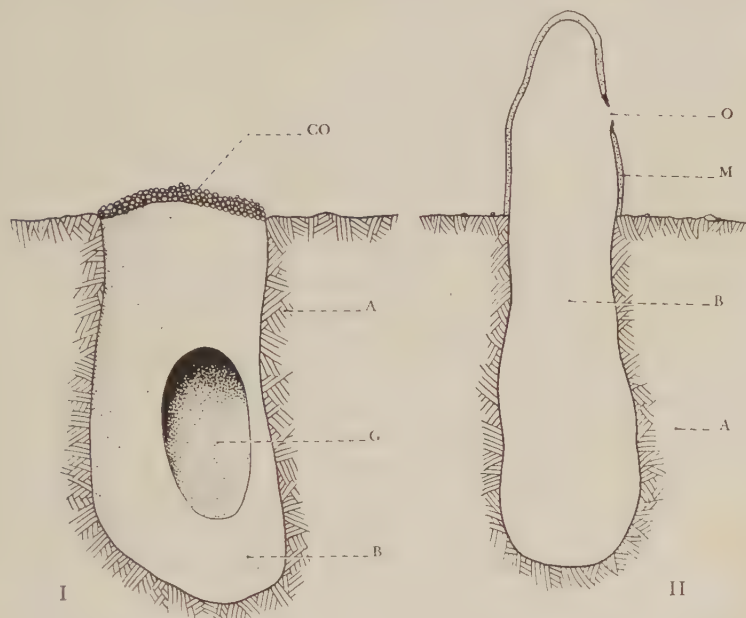


FIG. 11. — Coupes axiales d'ébauches de constructions nouvelles. *Bellicositermes natalensis* de Bossembélé (République Centrafricaine).

I, cavité à paroi non maçonnée ; II, cavité en cylindre vertical ; A, terre ; B, cavité ; CO, couvercle en boulettes d'argile ; G, galerie oblique latérale débouchant dans une cavité cylindrique ; M, paroi d'une construction tubulaire épigée ; O, ouverture latérale en cours d'oblitération.

sa périphérie des sortes de tubes dressés dont certains étaient unis entre eux par leurs bases. Sur sa face sud s'ouvraient quelques orifices donnant dans des galeries verticales ou un peu obliques. Ces orifices, ainsi que la fouille par sections verticales successives nous l'apprit, étaient en rapport avec de nouvelles constructions liées à l'agrandissement du tumulus. Les bords de ces ouvertures étaient surélevés et formaient alors l'équivalent de la margelle d'un puits (cf. *Odontotermes magdalenæ*, GRASSÉ et NOIROT, 1950). Les ouvertures étaient fermées peu à peu à l'aide d'une lame terreuse partant des bords ; l'une d'elles, à fleur de sol, était oblitérée par un couvercle grossièrement maçonné (fig. 11, I).

Tous les tubes cylindriques ou subconiques s'élevant au-dessus du sol partaient de la bouche d'une galerie ascendante ; ils représentaient en fait

une margelle démesurément haute qui était progressivement épaissie par l'application de couches successives de boulettes argileuses. Le sommet pouvait être fermé, alors qu'une ouverture latérale persistait, comme le montre la figure 11, II.

Sur le côté est du tumulus s'élevaient de nouvelles constructions massives et récentes, car elles englobaient des herbes encore vertes. L'état des lieux était tel, au matin suivant une nuit pluvieuse, la terre étant encore humide. D'orifices non fermés sortaient de nombreux grands soldats et quelques petits. Peu d'ouvriers ont été vus travaillant à obturer les orifices. A 8 h 45, tous les *Bellicositermes* avaient réintégré le nid.

La fouille méthodique de cette termitière a été fort instructive. Elle nous a montré que les *Bellicositermes natalensis* de Bossembélé agrandissent leur demeure selon deux procédés :

1° Par adjonction de mamelons ou autres saillies, précédée d'un évidement partiel des parties épigées existantes et par l'édification d'une construction alvéolaire légère, qui, ensuite, est rendue massive, par remplissage à l'aide de matériaux terreux. Les bosses massives de fabrication récente étaient faites d'une terre argileuse imbibée d'eau et ayant emprisonné des herbes et relevaient de ce mode de construction ; mode qui a été décrit, dès 1937, par l'un de nous (GRASSÉ), lors de l'agrandissement des nids cathédrales et revu depuis un grand nombre de fois.

2° Par le creusement, à la périphérie du tumulus, de galeries verticales dont le diamètre varie de 6 à 10-11 cm et même plus, et sur le pourtour extérieur desquelles est dressée une muraille continue ; le cylindre a une hauteur atteignant 10-15 cm et parfois davantage, se terminant en dôme arrondi ou subconique. Ultérieurement, les fouilles nous l'ont montré, ces tourelles sont remplies d'une construction alvéolaire et tendent à devenir massives.

A y regarder de près, les deux modes d'agrandissement ne sont pas tellement différents ; tous les deux ont pour point de départ une cavité, large galerie ascendante, mais dans un cas la galerie est creusée dans le dôme épigé, dans l'autre dans la terre même, aux alentours immédiats du dôme.

Nous comparerons le travail de maçonnerie des *B. natalensis* à celui des *B. bellicosus* et notamment à la sous-espèce *rex* de ce dernier.

C. — TRANSFORMATIONS ET AGRANDISSEMENT DE L'HABITACLE ET DE LA CAVE. — Nous avons montré (GRASSÉ et NOIROT, 1955) comment naît l'habitacle à partir du copularium originel. Entre les premiers stades que nous avons observés dans les termitières expérimentales entretenues au laboratoire et la termitière âgée mais encore hypogée, s'étend une période sur laquelle nous ne possédons pas de données concrètes. Toutefois, à plusieurs reprises nous avons trouvé, au cours de nos fouilles, de jeunes termitières entièrement souterraines, dont aucun indice extérieur ne révélait l'existence. Dans de telles termitières : 1° l'idiothèque était très étendue et enveloppait parfois complètement l'habitacle, ne laissant çà et là que de petits orifices (4 à 6 mm de diamètre) faisant communiquer l'endoécie habi-



taculaire avec la paraécie ; 2° la meule, bien que très volumineuse, de 30 à 40 cm de diamètre, était indivise ; 3° la cellule royale, située vers la base de l'habitacle, était parfaitement individualisée, avec tous ses caractères propres, mais incluse dans une zone de chambres plates superposées, à parois épaisses faites d'argile.

La base de l'habitacle constituait déjà un socle assez épais que portaient des piliers en nombre variable et de forme irrégulière, plus larges du haut que du bas. La cave, dans de tels nids, mesure 10 à 15 mm de haut et, par endroits, 20 mm. Les piliers ne sont d'abord que les bosses de la face inférieure du plancher de l'habitacle (cf. observation de GRASSÉ et NOIROT, 1955, sur la première ébauche de l'habitacle) ; ils changent peu à peu de forme et deviennent les magnifiques cônes hauts de 8 à 12 cm, réguliers de forme, que nous avons fait connaître (GRASSÉ, 1937 et 1945).

Mais les piliers n'atteignent cette taille et cette perfection que dans les nids cathédrales ; nous avons même expliqué (GRASSÉ, 1945) comment l'habitacle, devenant entièrement épigé, les piliers, démesurément allongés, en arrivent à ne plus atteindre le sol de la cave et pendent dans celle-ci à la manière de stalactites. L'habitacle est alors suspendu, fixé à la muraille du nid par de nombreux ponts, poutrelles, etc., d'argile, qui s'insèrent sur sa périphérie.

On ne comprend la croissance et l'ascension de l'habitacle que si l'on sait que les Termites modifient sans cesse leur nid (GRASSÉ, 1937). Non seulement ils agrandissent l'habitacle, mais ils le modèlent en supprimant et en ajoutant des parties. Ce travail s'effectue d'une façon si progressive qu'il est difficile d'en mesurer l'importance. Pourtant, l'observation minutieuse de l'habitacle révèle presque toujours des zones où les traces de constructions récentes, souvent inachevées, sont bien visibles.

A l'intérieur de certaines cheminées verticales ou obliques partant du dessus de l'habitacle, nous avons observé d'importantes constructions alvéolaires (alvéoles de grandes dimensions, limités par des cloisons argileuses minces), qui avaient pour effet de réduire ou de supprimer la cavité desdites cheminées. Fait important, dans plusieurs de ces constructions alvéolaires situées à toute proximité de l'habitacle, mais en dehors de l'idiothèque, des chambres étaient aménagées ou en cours d'aménagement, où se trouvaient déjà des meules à champignons. C'est par ce procédé que les *Bellicositermes natalensis* de Bossembélé accroissent leur habitacle en empiétant sur les cavités des cheminées et en unissant l'annexe à l'habitacle même. Annexe et principal finalement se fusionnent en un tout.

L'habitacle, dans certaines termitières pourvues de constructions alvéolaires annexes, reste entouré d'une idiothèque, si complète qu'aucune meule n'est visible de l'extérieur et qu'il faut la rompre pour les découvrir. Nous avons la quasi-certitude que l'idiothèque est refaite sans cesse, au fur et à mesure que les ouvriers agrandissent l'habitacle par la construction d'annexes avec lesquelles ils le fusionnent.

Mais l'idiothèque se montre complète, surtout dans les nids encore à l'état juvénile. Pourtant, dans certaines termitières âgées du type III, où

l'habitacle est très étalé (2 m de diamètre et plus), elle persiste et n'est percée que de petits orifices.

Ainsi, le nid de *Bellicositermes natalensis* se développe parallèlement à la société qu'il abrite et qui ne le quitte jamais. Il augmente en volume et change de structure en vieillissant. Il reflète, dans une certaine mesure, l'état social, et il est une construction unitaire.

Ces diverses caractéristiques ne peuvent s'étendre, tant s'en faut, à l'ensemble des Termites constructeurs ; nous aurons l'occasion dans un autre travail d'en apporter les preuves.

D. — VARIATION DE LA STRUCTURE DES NIDS ET SES CAUSES. — Il nous a paru, d'une façon générale, que, dans une région donnée, souvent vaste d'ailleurs, les termitières de *B. natalensis* appartiennent au même type ; ainsi de Yaoundé (Cameroun), à l'ouest, jusqu'à Bossembélé (République Centrafricaine), à l'est, et probablement bien au-delà de cette localité, le type III domine, nous n'avons en fait trouvé que lui. Tandis que, dans la région s'étendant d'Ouessou jusqu'au sud de Makoua et probablement assez au-delà de l'équateur, le type cathédrale est seul présent. En revanche, en Côte-d'Ivoire, dans les régions de Man et d'Odienné, les types I et II (dôme avec tourelles arrondies) se rencontrent souvent non loin l'un de l'autre.

L'hypothèse que les différences entre les nids tiennent à des facteurs génétiques réglant le comportement des ouvriers, facteurs qui ne sont pas les mêmes dans les races ou sous-espèces géographiques composant l'espèce, vient naturellement à l'esprit, et c'est en fait elle que nous adoptons. Néanmoins la nature du sol intervient, sinon pour imposer le type architectural, tout au moins pour le modifier, pour lui conférer quelque particularité.

La position de l'habitacle est obligatoirement déterminée, à l'origine, par l'emplacement du copularium creusé par le couple royal et aménagé ultérieurement par les premiers ouvriers. Le fait que, dans la région de Bossembélé, la cave a généralement pour plancher la surface supérieure de la couche de gravillons latéritiques implique que le couple royal a creusé son copularium à une distance de 10 ou 15 cm de ladite couche, mais ceci n'explique point la tendance à l'étalement de l'habitacle, au lieu de son accroissement en hauteur.

Ainsi, au village de Bogoin (près Bossembélé), dans une termitière en tumulus, haute de 1,40 m, agrémentée de tourelles, l'habitacle reposait encore sur la couche de gravillons latéritiques et dépassait de 35 cm la surface du sol. Il était extrêmement étalé, autant que la partie épigée, avec un diamètre moyen de 2 m et une hauteur maximum de 0,80 m. Apparemment, aucune condition écologique ne s'opposait à l'accroissement en hauteur du nid, qui, estimons-nous, devait sa forme au comportement des habitants réglé par des facteurs génétiques.

La forme de l'habitacle conditionne, dans une certaine mesure, celle de la partie épigée. La construction des cônes à la périphérie du tumulus, selon le processus décrit plus haut, explique par quel moyen s'obtient l'ac-

croissement en surface du tumulus. Tandis que l'accroissement en hauteur résulte de la construction par endroits de bosses après évidemment d'une cavité dans la paroi même du tumulus et ouverture d'un orifice donnant à l'extérieur.

Dans les nids en cathédrale, l'habitacle ne reste pas entièrement au-dessous du niveau du sol, comme dans le nid en tumulus. Nous avons observé, tant en Côte-d'Ivoire qu'au Moyen-Congo, de grandes cathédrales dont l'habitacle était tout entier suspendu au-dessus du sol (voir notamment la figure 16, GRASSÉ, 1944, et la planche VIII du présent mémoire),

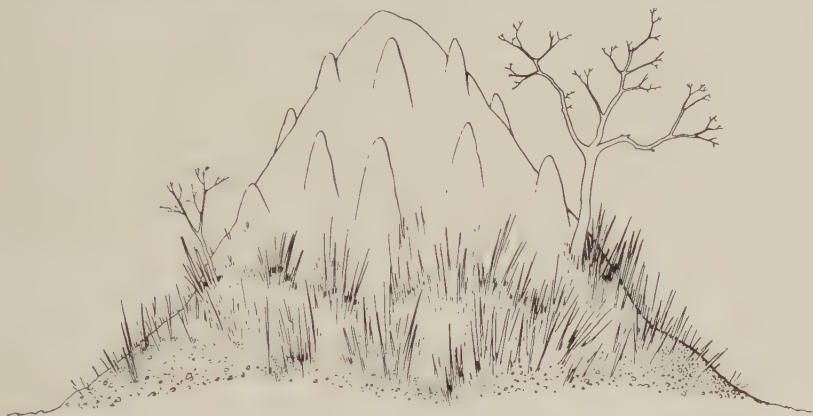


FIG. 12. — Termitière de *Bellicositermes natalensis*, région de Makoua (République du Congo, ancien Moyen-Congo). Remarquer la ceinture de « sédiments » provenant de l'érosion de la muraille de l'édifice et la végétation qui s'y installe.

ce n'est donc point un facteur édaphique qui règle seul la position des parties internes du nid.

Dans la région de Makoua, beaucoup de savanes riches en nids cathédrales sont plus ou moins inondées au fort de la saison des pluies ; en outre, la nappe phréatique a été trouvée par nous sous les termitières à une profondeur dépassant de fort peu le mètre. Les nids à habitacle haut sont mieux adaptés à ces conditions de milieu que les nids à habitacle hypogé. Mais ce raisonnement ne s'applique pas aux nids de la Côte-d'Ivoire, notamment à ceux de la région d'Odienné, qui fait la transition entre la forêt et la savane arborée et où la saison sèche est longue et la nappe phréatique profonde.

En revanche, l'aspect de la termitière dépend des matériaux qui la composent. Dans la région de Makoua (Moyen-Congo), en remontant jusqu'à une centaine de kilomètres au nord de cette petite ville, les nids cathédrales sont particulièrement grands et hauts ; ils comptent toujours un nombre élevé de clochetons et sont construits d'un matériau sablo-argileux peu cohérent, fort sensible à l'érosion pluviale.

On observe la transformation progressive de la « cathédrale » en un cône couvert de végétation. Le sable entraîné par les eaux de ruissellement s'ac-



cumule au pied du nid et monte quelque peu sur les flancs. Les clochetons tombent ; la partie supérieure est la dernière à les perdre. D'ordinaire, la végétation gagne de la base vers le sommet (fig. 12) ; elle se compose d'essences variées dont quelques-unes sont, semble-t-il, inféodées aux termitières.

#### ADDENDUM.

Nous avons discuté longuement, dans un mémoire sur le comportement des Termites à l'air libre (1958), les affirmations de certains auteurs quant au système cavitair du nid de *B. natalensis* destiné à en assurer l'aération. Nous avons fait justice de ces opinions qui ne se fondent pas sur des observations objectives. Les Termites ne vivent qu'en air confiné et, chez *Bellicositermes*, aucune sorte de thermo-siphon n'en assure la ventilation, laquelle générerait profondément les Termites. Nous n'avons pas à y revenir.

COATON a figuré à diverses reprises la coupe verticale schématique d'un nid de *B. natalensis* construit en Afrique australe (1947, et reproduit par lui en 1960 et 1961), qui, si elle évoque le plan de notre type III, en diffère par l'absence de traits qui ne manquent dans aucune termitière édifiée par cette espèce dans les régions où nous avons eu l'occasion d'en fouiller (Niger, Côte-d'Ivoire, Haute-Volta, Guinée, Nigéria, Moyen-Congo, Oubangui). Ni cave, ni piliers, ni paraécie, ni cheminées ascendantes ne sont représentés par COATON. Il est possible que les *Bellicositermes natalensis* aient, en Afrique australe, un comportement différent de celui qu'ils manifestent dans les autres territoires africains. Les documents, pas toujours très sûrs malheureusement, fournis antérieurement par Cl. FULLER (1915), laissent déjà entendre que les constructions des *B. natalensis* en Afrique australe sont riches en particularités et qu'elles s'élèvent de préférence toujours dans les mêmes lieux (*site-nests*). Une étude entreprise avec de nouvelles idées directrices devrait expliquer les différences constatées.

Le *Bellicositermes waterbergi*, décrit par Cl. FULLER (1915), construit un nid en monticule qui ressemble étrangement à celui de *B. natalensis* du III<sup>e</sup> type, mais encore jeune, si l'on s'en rapporte aux deux photographies qu'en a donné FULLER (1915, Pl. XXVII). L'habitable est en marmite pansue avec une paraécie bien marquée. Dans la partie basse de l'habitable, dans une chambre, furent trouvés des fragments d'herbe sèche ; on est tenté d'y voir l'équivalent de la sciure de bois du *B. natalensis*.

#### *Bellicositermes bellicosus.*

A. — ARCHITECTURE DU NID ET SES VARIATIONS. — Notre information concernant la structure des nids de *Bellicositermes bellicosus* est beaucoup moins étendue que celle qui a trait à ceux de *B. natalensis*. La confusion, commise si souvent avec *B. natalensis* et la pauvreté de nos documents font que nous sommes mal instruits de l'architecture des termitières de *B. bellicosus* sur l'ensemble de son aire de répartition géographique.

Les documents à retenir sont ceux qu'ESCHERICH (1908-1909) a rapportés de son voyage en Érythrée et ceux qu'HARRIS (1956) a fournis sur les *Bellicositermes* de l'Est africain. En outre, l'un de nous (GRASSÉ, 1937, 1945) a réuni diverses observations sur des *Bellicositermes bellicosus* de l'Afrique occidentale.

Les *Bellicositermes bellicosus* construisent des nids dont la partie épigée

affecte la forme d'un tumulus, parfois surmonté d'une tourelle pouvant atteindre une très grande hauteur ou d'un cône sans clochetons.

Au Sénégal (Thiès, Dakar, Ham, Rufisque), nous l'avons trouvé en abondance, mais il ne nous a pas été possible d'observer ses constructions épigées. Dans les savanes de la Côte-d'Ivoire (Région de Toumodi, par exemple), nous l'avons récolté à plusieurs reprises, sans pouvoir découvrir une construction épigée élevée par lui. Ces observations négatives ne signifient point que, dans ces régions, *B. bellicosus* demeure indéfiniment souterrain. Dans la région d'Abidjan, les constructions épigées de *B. bellicosus* sont très rares ; de nombreuses observations nous suggèrent que dans cette zone un grand nombre de nids restent entièrement souterrains. Nos investigations ont été trop peu étendues pour que nos conclusions soient catégoriques.

Quoi qu'il en soit, il nous paraît que, dans les régions citées ci-dessus, les constructions épigées de *B. bellicosus* sont rares (ou inexistantes), alors que celles de *B. natalensis* abondent. Ce fait montre que les deux espèces n'ont pas les mêmes exigences écologiques.

Nous avons fouillé des nids épigés et hypogés de *B. bellicosus* au Niger (Régions de Niamey, de Zinder), au Tchad (région de Fort-Lamy), en Oubangui (République Centrafricaine), au Cameroun oriental. Leur forme et leur ordonnance intérieure se montrent très variables, mais quelques caractères y sont constants et permettent de les séparer en toute certitude des nids du Terme du Natal.

Nous décrirons tout d'abord les nids de *Bellicositermes bellicosus*, tels qu'ils se rencontrent autour de Zinder (Niger), à Myriah, par exemple (23 km à l'est de Zinder).

Le nid se présente soit comme un tumulus, soit comme un cône aigu, souvent appuyé à un arbre.

1° En cône — par exemple un nid de Myriah, haut de 2,10 m, construit en argile grise, a un diamètre de 1,40 m environ à la base ; sa surface présente un aspect mamelonné, comme usé. Il est de structure massive, parcouru par des galeries peu nombreuses, de largeur variant entre 1 et 5 cm et de section elliptique, courant dans des directions variées. La paroi massive du nid est creusée de *grandes chambres vides* (dans certaines, on voit une colonne subcentrale verticale allant du plancher au plafond), à plancher horizontal mesurant une quinzaine de centimètres de plus grand diamètre et une hauteur maximum de 8 à 9 cm.

D'autres chambres du même type contiennent des meules à champignons où poussent de grosses mycotêtes. Elles sont séparées les unes des autres et communiquent par un réseau de galeries.

Dans la zone axiale du nid, à une cinquantaine de centimètres du sommet, on découvre plusieurs régions où, aux matériaux massifs, se substitue une construction faite de cloisons plus ou moins horizontales, verticales et obliques, de colonnes épaisses de 3 à 5 mm ; le tout est irrégulier et rappelle l'habitable de *B. natalensis* ; toutefois, les chambres que délimitent les cloisons y sont généralement plus grandes et contiennent des meules.

Les régions alvéolaires se superposent, étant séparées par des zones massives, que parcourent seulement quelques galeries (fig. 13). Autrement dit, dans un tel nid, l'*habitacle n'est pas concentré et aucune trace de paraécie ne s'y observe*. En outre, dans la masse du cône épigé, *des chambres séparées contiennent ou non des meules*.

Dans une zone alvéolaire de forme lenticulaire, située à un demi-mètre au-dessus du sol, les planchers des chambres et cellules sont horizontaux, réalisant un « feuilleté » très grossier, au sein duquel se trouvait la loge royale, masse d'argile à paroi épaisse de 2,5 cm à 3 cm (dimensions



FIG. 13. — Coupe partielle d'une termitière de *Bellicositermes bellicosus*, Myriah, près de Zinder (Niger).

C, chambres à meules ; CR, cellule royale ; CO, cône principal ; CA, cône accessoire ; H, habitacle ; G, galerie dans le dôme massif.

intérieures de la chambre : longueur 10,5 cm, largeur maxima 8 cm, hauteur maxima 2 cm). Cette loge ne possède pas une individualité aussi marquée que celle de *B. natalensis*. Elle montre toutefois les mêmes orifices latéraux mais plus grands (3,5 à 4 mm), qui permettent le passage des soldats, petits et grands.

Une chambre dans la zone alvéolaire la plus basse contient plusieurs amas d'œufs et rien d'autre.

En outre, de nombreuses chambres en coupole abritant de grandes meules à champignons sont aménagées : 1° dans la terre environnant la base de la termitière, à des niveaux variant entre 8 et 25 cm (mesure prise à partir du plafond des chambres). Certaines de ces chambres ont une trentaine de centimètres de grand axe et jusqu'à 9 cm de haut ; 2° dans la partie supérieure du cône, jusqu'à une hauteur de 1,80 cm ; 3° dans la masse et du haut en bas du cône.

2° Souvent le cône est flanqué à sa base de cônules qui, parfois, s'élèvent à quelque distance de lui, sans lui être unis par une construction épigée ; mais la fouille révèle que cônules isolés et grand cône appartiennent au même nid, reliés qu'ils sont par une construction souterraine.

La figure 13 donne le schéma d'un nid étalé qui est entouré de 6 cônules.



Le cône principal, haut de 30 cm, long de 70 cm, large de 60 cm, est indépendant des 6 cônules accessoires hauts de 10 à 20 cm. Cône et cônules sont faits d'une terre argileuse compacte, traversés par de rares galeries étroites.

Chaque cône possède une galerie d'accès à direction verticale qui mesure, dans les cônules, de 1,5 cm à 2 cm de large, et dans le cône principal de 3 à 4 cm ; elle affecte une direction quelque peu oblique, mais court en ligne droite sur 56 cm et occupe une position excentrique par rapport à l'axe du cône. Une unique chambre à meule est creusée dans le cône principal, à plancher convexe, à plafond à coupole (4 à 5 cm de hauteur maximum), avec un pilastre allant du plancher au plafond. Une unique galerie unit cette chambre au reste du nid. Sous le cône principal et à 20 cm au-dessous du niveau du sol se trouve un habitacle à cloisons argileuses minces contenant des meules assez plates ; il atteint 25 cm de haut et 65 cm de long. Vers le bas de l'habitacle se trouve la cellule royale reposant sur un plancher en continuité avec la terre sous-jacente.

A partir de cet habitacle, à peu près au niveau de sa base, s'étend une vaste zone plate composée de chambres, d'alvéoles ressemblant à une fente entrecoupée de cloisons plus ou moins épaisses, de piliers, et contenant de nombreuses meules. La surface sur laquelle s'étale plus ou moins régulièrement cette zone mesure environ 3 m sur 4 de côté, soit 12 m<sup>2</sup> au minimum. Les chambres à meules sont généralement placées entre deux cavités vides.

Les nids de Myriah, bien que dépassant 2 m de haut, montrent toujours de nombreuses chambres à champignons indépendantes, soit dans la zone de l'habitacle dissocié, soit dans des zones périphériques. Ces nids ne possèdent ni paraécie, ni cave.

Dans la région de Fort-Lamy, des termitières de *B. bellicosus* en forme de cône agrémenté d'un nombre variable de cônules s'élèvent çà et là. Leur structure intérieure est celle des nids de Myriah, à quelques détails près. Plusieurs hautes termitières coniques (jusqu'à 2,50 m de haut) ont été trouvées vides de tout habitant. Leur surface usée par l'érosion trahissait leur état d'abandon. Leur structure intérieure révélait qu'elles avaient été construites par des *B. bellicosus*.

En manière de conclusion, nous dirons que dans les régions visitées par nous, où nous avons observé des nids épigés de *Bellicositermes bellicosus*, les formes tumulus et cônes sont dominantes. Leur structure interne est massive et les galeries peu larges et assez peu nombreuses. L'habitacle n'est pas concentré comme celui de *B. natalensis* ; il se compose de plusieurs parties souvent séparées les unes des autres par des zones importantes et massives ; il s'étale parfois sur de grandes surfaces. Jamais il n'est séparé de la muraille par une paraécie ; jamais il ne repose sur un socle à piliers et, dans les nids de *B. bellicosus*, la cave fait défaut.

B. REMARQUES. — Les termitières de *B. bellicosus* qui ont été fouillées par Eschérich en Érythrée paraissent avoir une structure très voisine de celle des termitières de Myriah (Niger) (photographies fig. 21 et 34 de l'ouvrage *Die Termiten oder weissen*

*Ameisen*, 1909), mais la description qu'en donne Escherich est plus théorique que conforme à la réalité. L'entomologiste allemand distingue dans le nid quatre couches ou zones : 1° le noyau central, avec la cellule royale ; 2° la couche du couvain qui entoure le noyau central et où se trouvent les œufs et les plus jeunes larves ; 3° la troisième couche, celle des chambres à meules ; 4° la couche de couverture.

En vérité, la couche à couvain fait défaut, car les œufs sont souvent déposés loin de la cellule royale, soit dans une chambre qui leur est propre, soit auprès d'une meule. Les larves, dès leur naissance, sont transportées par les ouvriers sur les meules (nourriceries de Smeathman). En outre, le nid n'ayant pas d'habitable concentré, il est vain de le décomposer en couches concentriques ; la muraille n'y est point individualisée, comme dans le nid de *B. natalensis*. Le nid est une masse de terre argileuse où de grandes cavités sont aménagées et remplies d'alvéoles contenant les meules à champignons et la cellule royale.

Dans sa compréhension du système de galeries, Escherich a été manifestement influencé par le mémoire de Smeathman, et l'on perçoit qu'il a voulu retrouver, dans les nids qu'il observait, les structures décrites par le naturaliste anglais d'après les nids du *B. natalensis* de la Sierra Leone. Pour Escherich, les galeries servent à la fois de voies de communication et de manches à air assurant la ventilation de l'édifice. Nous avons montré que l'aération du nid par un système de galeries créant des thermo-siphons est une vue de l'esprit. Nous en reparlerons à propos des termitières géantes, œuvre du *B. bellicosus rex* (1).

### *Bellicositermes bellicosus* subsp. *rex*.

Cette sous-espèce habite de vastes régions dans le Sud de la République Centrafricaine, dans l'Est du Cameroun, descendant jusqu'à Nola, dans la Haute-Sangha, allant loin vers l'est au-delà de Gounouman et s'étendant dans l'Uélé (ex-Congo belge). Elle construit les plus imposants des édifices dont les animaux sont les auteurs : les énormes termitières (termitières géantes) en tumuli qui, dans certaines savanes de l'Oubangui et de l'Uélé, sont si nombreuses que, lorsqu'elles sont recouvertes d'herbe, elles ressemblent à des vagues qui se seraient figées. Ce Terme domine le pays, d'où le nom de *rex* que nous lui avons donné.

Les tumuli, surtout lorsqu'ils sont protégés par une couverture végétale, résistent bien à l'érosion et subsistent alors que leur population a disparu. Lors de notre premier voyage (1948) dans le Sud de l'Oubangui, on nous signala ces monticules en les qualifiant de termitières fossiles. Cette appellation est inadéquate. Beaucoup de ces termitières sont habitées et même continuent à s'accroître, ainsi que nous avons pu nous en assurer à Bossembélé, à Bambari et aux environs de Gounouman. Les termitières vides d'occupants sont probablement moins anciennes qu'on ne le suppose ;

(1) Dans une courte note, HARRIS (1956) a décrit et schématisé un nid de *B. bellicosus* de l'Est africain qui communique largement avec l'extérieur par une cheminée axiale ouverte à son sommet. N'ayant jamais rien vu de tel, nous ne pouvons ni discuter cette assertion, ni la prendre en considération ; d'autant plus qu'elle est contraire à tout ce que l'on sait de la biologie des Termites.

Ajoutons que les photographies du nid de *Bellicositermes jeanneli*, vivant dans la région de l'Omo, sous-espèce géographique de *B. bellicosus*, que nous a communiquées le Professeur JEANNEL, ne montrent aucune ouverture, ni au sommet ni sur les côtés de la haute cheminée qui surmonte le dôme.

mais nous ne disposons d'aucun document nous permettant d'évaluer leur âge. Sur certaines, des habitations humaines ont été édifiées et, sur d'autres, des tombes ont été creusées.

#### A. GENÈSE ET STRUCTURE DES TERMITIÈRES GÉANTES.

Nous avons donné, dans deux Notes préliminaires, des renseignements sur l'architecture des termitières géantes et sur leur mode d'accroissement (GRASSÉ et NOIROT, 1949, 1957).

On ne peut exactement comprendre la structure des termitières géantes si l'on ignore la genèse de ces édifices.

Nous avons eu la chance, au cours de fouilles exécutées dans la région de Bambari (République Centrafricaine), de découvrir des nids de *B. bellicosus rex* encore hypogés.

Nous reprendrons ici les termes mêmes de notre Note de 1957 (fig. 14) :

« A ses débuts, la termitière est tout entière souterraine. Elle comprend, outre les galeries de la périécie, un habitacle logé dans une cavité en forme de coupole. L'habitacle, à ce stade, rappelle beaucoup celui du *Bellicositermes natalensis*, c'est-à-dire qu'il se compose d'un socle d'argile qui repose sur le fond de la cavité par des saillies équivalant aux piliers du Terme du Natal, et sur lequel s'élève un fouillis de lames, de lanières d'argiles entrelacées très irrégulièrement et soudées par endroits les unes aux autres. Une lame d'argile, discontinue et percée de trous, l'*idiothèque*, limite l'habitacle, séparé de la terre environnante par un espace, large de 1 cm environ, la *paraécie*, et sous le socle, par une cave irrégulière, très basse.

» En général, l'habitacle se situe immédiatement au-dessus du cail-loutis latéritique. Lorsqu'il atteint une certaine taille, par exemple 25 cm de plus grande hauteur et 40-50 cm de diamètre à la base, il est encore séparé de la surface du sol par une couche de terre non remaniée dont l'épaisseur paraît être fonction de la distance qui s'étend de la couche latéritique à la surface du sol. Alors, rien ne trahit à l'extérieur la présence du nid.

» Nous avons assisté à la naissance du cône épigé. Juste au-dessus de l'habitacle, les ouvriers pratiquent une dizaine de galeries ascendantes qui viennent s'ouvrir à la surface du sol et, sur celle-ci, ils élèvent un cône d'argile très compacte qui, en séchant, durcit beaucoup et, à l'origine, ne dépasse guère 10 cm de haut et 50 cm de diamètre à la base.

» Ainsi, au départ, le cône épigé *n'est pas en continuité avec l'habitacle* ; il repose à même la surface du sol, sur une zone située à l'aplomb de l'habitacle, en est séparé par une épaisseur notable (20 cm environ) de terre non remaniée par les Termites, et ne communique avec lui que par quelques galeries verticales.

» L'habitacle lui-même, séparé du sol environnant par la paraécie et entouré par l'*idiothèque*, contient tout d'abord *une seule meule à champi-*



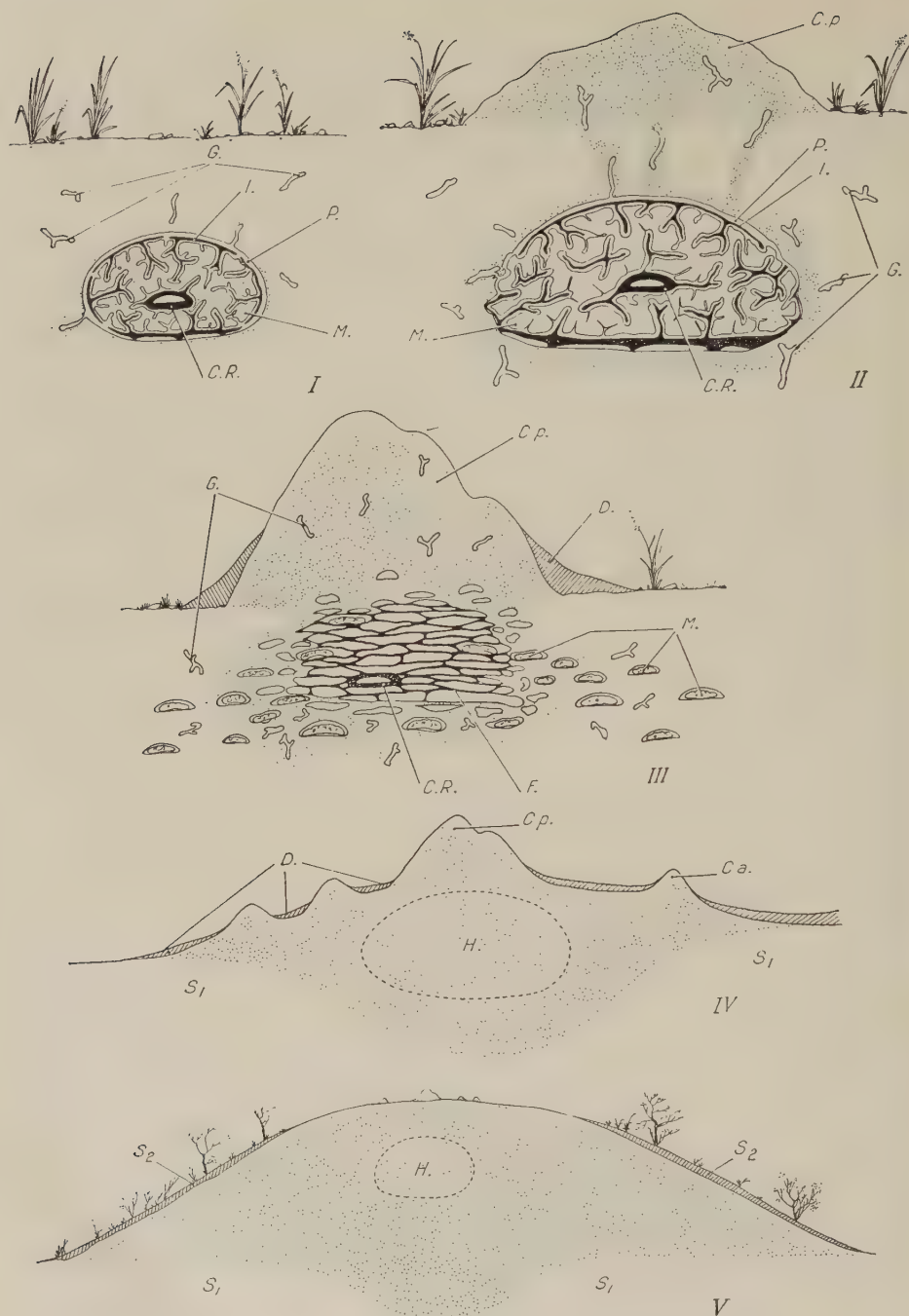


FIG. 14. — Quelques stades du développement de la termitière de *Bellicositermes bellicosus rex*.

I, stade souterrain ; II, stade de la sortie du premier cône d'accroissement ; III à V, stades où jouent alternativement la poussée des cônes d'accroissement et l'érosion pluviale. Diamètre des habitacles : I, 30 cm ; II, 50 cm ; III, 1,10 m ; IV, 2,50 m ; V, 3,50 m. — Ca, cônes accessoires ; Cp, cône principal ; CR, cellule royale ; D, déblais dus à l'érosion des cônes ; G, galeries ; H, habitacle ; I, idiothèque ; M, meules à champignons ; P, paraécie ; S<sub>1</sub>, sol non remanié par les Termites ; S<sub>2</sub>, sol se formant à la surface du tumulus.

gnons très volumineuse, extrêmement contournée et engagée dans le laci des lames d'argile diversement orientées ; au centre de ce fragile échafaudage se tient la cellule royale, formée d'un nodule argileux irrégulier. »

Ainsi l'ébauche du dôme ne se trouve pas en continuité avec l'habitable et n'est pas partiellement déterminée (comme chez *B. natalensis*) par le creusement de cheminées ascendantes partant de la paraécie. Elle n'est pas davantage la conséquence de l'arrivée à fleur de sol de l'habitable (cf. fig. 14). Le dispositif des galeries ascendantes, creusées dans la terre non maçonnée recouvrant l'habitable et pénétrant dans le cône, permet d'imaginer que le premier dôme épigé est construit par des ouvriers arrivant en surface par des galeries ascendantes, *juste au-dessus de l'habitable*, et bâtissant d'abord un dôme composé d'alvéoles, bourrés ensuite de terre argileuse. Tout laisse supposer que *B. bellicosus rex* utilise la même technique chaque fois qu'il construit au-dessus du sol.

Il est d'une grande importance, pour comprendre le rôle agrologique de notre Terme, de savoir que *les matériaux du dôme ne sont pas des déblais provenant du creusement de galeries dans la partie habitée du nid, mais sont prélevés en profondeur, presque toujours au-dessous de la couche des gravillons ou croûtes latéritiques*, sans rapport direct avec une modification de l'habitable.

Au début dans le jeune nid, surmonté d'un cône, l'habitable est encore séparé de la terre environnante.

La figure 14, II représente un nid où l'habitable en forme de coupole mesure 39 cm selon son petit axe, 50 cm selon son grand axe et 25 cm de plus grande hauteur. La couche de terre non travaillée qui le sépare du dôme épigé a une épaisseur de 17 cm. A ce stade, l'habitable comporte un socle bien marqué, séparé du sol sous-jacent par un espace aplati qui, manifestement, correspond à la cave de *B. natalensis* et mesure 10 à 15 mm de haut. La face inférieure du socle porte des élevures qui s'homologuent aux piliers du nid de *B. natalensis*. Dès ce stade, la cave tend à disparaître, le socle, surtout à sa périphérie, se soudant par endroits aux parois et au plancher de la cave.

La cellule royale se situe à peu près exactement au centre de l'habitable, presque à mi-hauteur. Elle se présente comme une sorte de pomme aplatie. Pour le nid cité ci-dessus, elle mesure extérieurement 100 mm de long sur 90 de large et environ 50 mm de haut. Elle communique avec le reste de l'habitable par plusieurs ouvertures ou courtes galeries creusées dans ses parois, situées 3 à la face supérieure, 7 à la périphérie, dont une très large (12 mm de large sur 7 mm de haut) ; 4 de ces orifices se continuent par une courte galerie venant s'ouvrir à la face inférieure. Au milieu de cette face, un seul orifice traverse le plancher. La cavité de la cellule royale mesure 65 mm de long, 53 mm de large et 15 mm de hauteur maxima.

Dans une jeune termitière de *B. bellicosus rex* ayant pour toute construction épigée un cône de terre fortement argileuse, haut de 65 cm et large de 95 cm à la base, accompagné d'un cône satellite fusionné partiellement avec lui par la base, le cône montre une partie de construction

récente, ainsi que l'attestent les herbes la traversant et qui sont encore vertes. Intérieurement, ce cône est massif, traversé par quelques galeries ayant jusqu'à 15 mm de large et présentant sur leur trajet des dilatations atteignant au maximum 50 mm, mais ne devenant pas des chambres à meules. Le dôme est entièrement composé d'une argile provenant de la profondeur et déposée en surface.

La communication entre ce dôme et la partie hypogée du nid est assurée par d'assez nombreuses galeries verticales ou obliques, plus abondantes vers le centre que vers la périphérie du dôme.

La zone habitée s'étend au-dessous du cône sur un cercle de 1,80 m de diamètre. Les chambres à meules se rencontrent à partir d'une douzaine de centimètres au-dessous du niveau du sol. Elles ne sont point ordonnées dans un plan, mais s'étagent jusqu'à 1,20 m en profondeur. Par endroits, elles sont incluses dans des constructions alvéolaires, tandis qu'il en est d'isolées ne communiquant avec les autres que par d'étroites galeries. Une couche d'argile, faite de boulettes aplaties et juxtaposées, enduit la surface intérieure des chambres à meules.

Les constructions lamellaires délimitant des espaces plats n'ont que peu d'importance.

Les lamelles formant les constructions alvéolaires se composent d'un matériau plastique à grain très fin, différent de celui employé dans la construction des parties massives de l'habitacle.

Un autre tumulus de la même région (T. 807), haut de 50 cm et long de 2,60 m, se montre fait de la même sorte. Tout entier le nid est construit au-dessus de la couche à gravillons latéritiques. La strate inférieure des chambres à meules repose ou presque sur cette couche, dans un plan horizontal ; les chambres à meules, sur la coupe verticale du nid, s'étendent sur une longueur de 2,80 m ; les plus superficielles sont situées à une profondeur de 25 à 27 cm sous la base du tumulus.

Dans un tel nid, l'habitacle est si mal délimité qu'il ne mérite plus guère son nom. Les chambres à meules des divers étages sont séparées par d'épaisses cloisons d'argile dont les périphériques sont en continuité avec la terre non remaniée.

Dans tous ces nids, les systèmes de galeries sont relativement peu développés ; la périécie comprend à son départ du nid de grandes galeries qui circulent à des niveaux variés et parfois courent à 5-6 cm seulement de la surface.

Il arrive que l'habitacle atteigne, relativement tôt, la surface du sol. Par exemple, à Gounouman (République Centrafricaine, à 100 km à l'est de Bambari), immédiatement au-dessous d'un dôme épigé de 25 cm de haut et de 80 à 90 cm de diamètre, se trouve un habitacle haut de 51 cm, large de 60 cm, long de 70 cm et déjà partiellement épigé. L'épaisseur du dôme, au-dessus de l'habitacle, en certains points, ne dépasse pas 14 cm. Par endroits, l'idiothèque existe encore et, en particulier, vers le haut. La cellule royale a de larges ouvertures par lesquelles passent les grands soldats. La meule à champignons n'est plus continue, mais est déjà



divisée en plusieurs meules bien séparées les unes des autres. Les lamelles d'argile formant l'habitacle sont minces, plusieurs n'ont pas plus de 1 mm d'épaisseur, avec de place en place des régions encore plus minces (minimum 0,4 mm).

« Tandis que l'habitacle s'étend, les Termites remanient profondément le sol environnant, y creusent des galeries, y construisent des chambres isolées, de dimensions très inégales, affectant la forme de dômes surbaissés ; chaque chambre contient une meule à champignons. Ce système de chambres et de galeries est en communication avec les cavités de l'habitacle ; les limites de ce dernier perdent de leur netteté et l'on observe une zone, plus ou moins étendue, de galeries et de chambres qui fait une transition entre la périphérie de l'habitacle et la région des chambres complètement isolées.

» Ultérieurement, les meules à champignons disparaissent peu à peu de la partie centrale, où des lames d'argile s'ordonnent en feuillets superposés, orientés à peu près suivant l'horizontale et incurvés par endroits pour se souder les uns aux autres, de façon à délimiter entre eux de grandes chambres très aplaties. Quand ce « feuilleté » central est différencié, la croissance et les remaniements incessants de la termitière ne modifient plus beaucoup le plan de la structure interne.

» La croissance de l'habitacle s'opère aussi vers le haut, si bien que la terre située entre le cône épigé et l'habitacle primitif est finalement remaniée, maçonnée au même titre que le cône lui-même. »

Mais l'habitacle perd son individualité. Les *B. rex* exécutent d'importants travaux à ses abords mêmes. Ils creusent un système complexe de galeries ainsi que des chambres de taille variée où ils bâtissent des meules à champignons. Les nouvelles constructions sont mises en communication avec l'habitacle dont l'idiothèque disparaît totalement. Des chambres à meules isolées sont aménagées loin de l'habitacle qui tend de plus en plus à perdre son unité originelle (fig. 14, III). Une zone plus ou moins étendue de galeries et de chambres établit une transition entre la périphérie modifiée de l'habitacle et les chambres isolées, creusées à même la terre non maçonnée.

Entre ces termitières et les tumuli géants, il se trouve des nids de taille intermédiaire. Les différences entre les uns et les autres ne sont que de degré et n'intéressent pas l'architecture même de l'édifice.

Il nous a été donné de fouiller de fond en comble plusieurs termitières géantes à Bossembélé, à Bambari et à Gounouman. Voici la description d'une de ces termitières :

Très grand tumulus dont le diamètre moyen à la base est de 28 m, la hauteur vers le sud 3,20 m et vers le nord 2,10 m. Deux monticules séparés hauts de 65 cm et 52 cm le surmontent. Sur une face poussent des maniocs, à la périphérie des arbustes et des graminées (Sissongos). On l'attaque par une tranchée à direction presque diamétrale.

Sous le tumulus et dans sa masse s'étagent jusqu'à une profondeur de 1,50 m au-dessous de la surface du sol de très nombreuses chambres à

meules, bien isolées et reliées les unes aux autres par d'étroites galeries. Ces chambres sont disposées sans ordre ; leur plafond est une coupole surbaissée, leur plancher est plat et horizontal ; leurs dimensions varient de 20 à 60 cm de diamètre (forme ovale fréquente) et de 6 à 10 cm de hauteur.

Dans la région centrale, sous le cône le plus élevé, on trouve une zone occupée par une construction feuilletée (lames d'argile superposées et soutenues par des cloisons et des lames verticales — certaines lames sont très minces et n'ont guère plus de 1 mm d'épaisseur) où manquent à peu près complètement les meules à champignons et où se trouve la cellule royale. Cette construction, de forme vaguement lenticulaire, n'excède guère 35 cm de haut et 1,50 m de diamètre, et se prolonge plus ou moins à sa périphérie par des constructions lamellaires ; cette construction repose sur une masse d'argile presque compacte et épaisse par endroits de 70 cm ! Les matériaux qui composent cette masse proviennent de la profondeur, à un niveau situé à une dizaine de mètres au-dessous de la surface du sol. Ph. Boyer, dans un mémoire à paraître, précisera la composition minéralogique du nid et l'action des *Bellicositermes* sur les sols. La masse d'argile compacte est parcourue par un très petit nombre de galeries (fig. 15).

Le tumulus lui-même est construit en terre argileuse que traversent des galeries plus ou moins larges (1 à 4 cm de diamètre) et peu nombreuses. Les deux cônes le surmontant sont à peu près complètement massifs.

Cette grande termitière (nous en avons fouillé de plus grandes et de plus hautes encore) montre la même architecture que celle décrite par nous en 1949, pour une termitière sensiblement plus petite (12 m de diamètre environ), et la systématisation que nous en donnions paraît avoir une valeur générale pour les grandes bâtisses de *B. bellicosus rex*. Nous jugeons utile de transcrire ici même le passage la concernant : « Nous reconnaitrons quatre zones dans l'édifice :

» 1° Une zone périphérique externe, décrivant un large anneau autour du nid et dans laquelle s'étagent plusieurs strates de chambres surbaissées contenant de très grandes meules à champignons (50 à 60 cm de diamètre) ; elle est de structure massive et creusée de galeries peu nombreuses, ordinairement très larges ;

» 2° Une zone périphérique interne, que nous qualifierons de zone de transition : à la structure massive se substitue une construction grossièrement lamelleuse, dans laquelle se trouvent délimitées des chambres à meules beaucoup plus petites que celles de la zone précédente ;

» 3° L'habitable qui occupe la région centrale du nid. Il se subdivise en deux régions : l'une, maçonnée en argile massive, est creusée seulement de galeries irrégulières et forme une sorte de nodule en dôme recouvert par la deuxième région. Celle-ci est faite de lamelles argileuses, pour la plupart minces, plus ou moins horizontales et soutenues par des cloisons verticales ou obliques ; à sa périphérie, elle contient quelques petites meules à champignons. La cellule royale se tient dans la région lamelleuse à peu près exactement au-dessus du nodule argileux massif ;

» 4° Le cône apical, entièrement épigé, qui surmonte l'habitable. Il est

de structure massive, parcouru seulement par des galeries de moyen diamètre et creusé de quelques chambres à meules. Entre lui et l'habitable lamelleux n'existe aucune zone de transition. »

Toutefois, dans les très grandes termitières, la zone vide de meules, entre l'habitable et la couronne périphérique se réduit. De nouvelles meules se disposent autour de la région centrale, apparaissant, semble-t-il, de la périphérie vers l'axe du tumulus.

Nous avons déjà fait remarquer, et nous le confirmons, que la taille de l'habitable et celle du tumulus ne s'accroissent pas dans les mêmes proportions. L'habitable le plus grand que nous ayons mesuré atteignait 4 m de diamètre, dans un tumulus de 30 m de diamètre environ. Dans la grande termitière de *Bellicositermes bellicosus rex* déjà décrite, l'habitable n'avait pas beaucoup plus de 1,50 m de diamètre, mais s'étendait à la périphérie par une « frange » de constructions lamellaires. Le nombre des chambres à meules paraît être proportionnel à la population ; les chambres s'étendent sur une aire qui correspond sensiblement à celle de la base du tumulus.

Nous avons peut-être eu tort d'estimer que la population n'augmente plus dès que la termitière a atteint une certaine dimension (12-14 m de diamètre). Le nombre des meules est sûrement plus significatif que les dimensions de la zone feuilletée, qui en s'accroissant perd ses meules, tandis que la population et la quasi-totalité du couvain se portent dans les chambres à meules.

Bien que ne disposant pas d'une statistique, nous avons l'impression que la masse de terre portée au-dessus du sol n'est pas révélatrice du

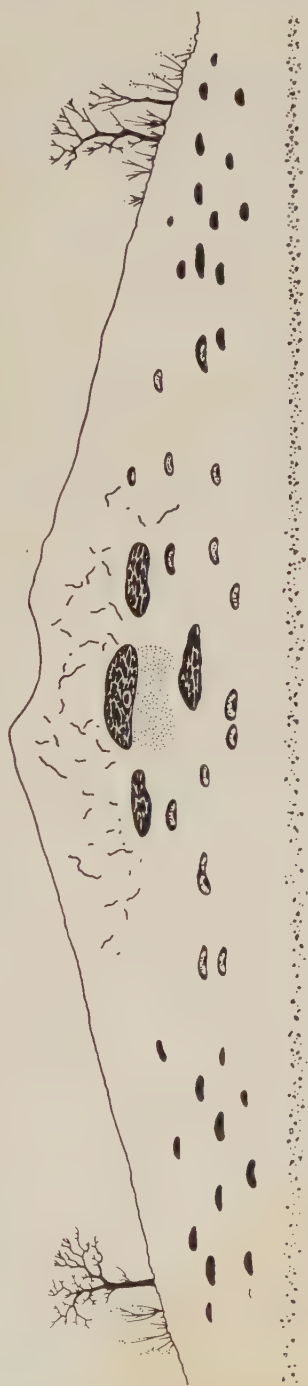


FIG. 15. — Coupe schématique d'une grande termitière de *Bellicositermes bellicosus rex* (30 m de diamètre, Bossembélé); sous les deux cônes, l'habitable principal avec la cellule royale, au-dessous le massif d'argile fine et homogène ; à la périphérie, la zone en couronne des grandes chambres à meules. La couche de gravillons latéritiques est représentée ici comme étant plane. Souvent, elle est enfoncée (concave) à l'aplomb de l'axe du tumulus.



nombre des ouvriers de la termitière. Comme nous l'écrivions naguère (GRASSÉ, 1945), le potentiel énergétique d'une termitière dépasse et de beaucoup le travail accompli quotidiennement par une population donnée. Les réparations du nid sont à cet égard fort instructives.

La construction épigée semble déterminée, au moins dans certaines circonstances, par une pulsion d'origine interne. Voici une observation qui se montre favorable à cette interprétation.

Dans un pavillon d'habitation de Gounouman, à l'intérieur d'une chambre, les *Bellicositermes rex* ont bâti un dôme qui mesure un peu plus de 50 cm de diamètre à la base et 25 cm de hauteur. Il s'appuie contre un mur.

Enlevé à la pelle, avec tous les ouvriers qui y travaillaient et tous les soldats, ce dôme fut reconstruit sans délai et cela fut répété à trois reprises. La termitière se trouvait sous le parquet en ciment de la chambre, et les ouvriers, accompagnés de petits soldats, utilisaient les fentes du parquet pour arriver à l'air libre. Cette observation vaut une expérience ; elle montre que la construction épigée n'est pas déterminée par la seule montée de l'habitable vers la surface et que la construction ne sature pas la pulsion qui, ici, n'est pas de nature exclusivement appétitive.

#### B. — ACCROISSEMENT DU TUMULUS.

A la suite de nos observations portant sur un nombre élevé de nids de diverses régions et de tailles très inégales, nous avons été conduits à reconnaître que le tumulus ou dôme épigé s'accroît par trois procédés alternant, qui forment un cycle capable de se répéter ; le premier des procédés conditionne les deux autres.

1° Agrandissement du cône principal, issu du dôme initial, et érection de cônes accessoires autour de lui ;

2° Accumulation et étalement des matériaux que l'érosion arrache au cône et aux cônes ;

3° Remaniement par les ouvriers de ces déblais.

1° AGRANDISSEMENT DU CÔNE PRINCIPAL. — Le cône principal s'agrandit par l'adjonction à son sommet et sur ses flancs de nouvelles parties. Les ouvriers construisent sur les parties anciennes des couches superposées d'alvéoles, que, par la suite, ils rendent massifs. Mais c'est surtout par la poussée de cônes ou cônes que'ils procèdent à l'agrandissement du tumulus. Ces cônes, qui méritent d'être nommés *cônes d'accroissement*, s'élèvent toujours autour du sommet dans les très grands nids ; ils peuvent s'en éloigner (jusqu'à 2,50 m) dans les nids de taille moyenne et devenir très excentriques dans les nids de petite taille qui souvent sont à deux sommets (la persistance de deux sommets a été vue sur quelques termitières géantes de la région d'Alindao et de Gounouman). Le nombre des cônes varie, et cela quelle que soit la taille de la termitière, de un à dix.

Les cônes d'accroissement, en se multipliant, finissent par devenir confluents.

*Leur construction est très discontinue dans le temps.* Nos observations nous conduisent à conclure que la saison sèche lui est fort peu favorable et que la saison des très grandes pluies ne lui vaut guère mieux. Ce sont, nous a-t-il semblé, les périodes d'averses et de courtes tornades qui coïncident avec la plus grande activité constructrice. Par exemple, à Bambari en décembre, où les pluies sont fréquentes et aussi les tornades, il est rare de trouver une termitière de *Bellicositermes rex* sans cône fraîchement construit.

Après une pluie nocturne forte (36 mm en moins d'une heure), le travail était quasi général sur tous les nids habités.

Étant donné la facilité avec laquelle les matériaux des cônes fraîchement construits peuvent être délayés par les eaux pluviales, pendant la grande saison des pluies, les nouvelles constructions risquent grandement d'être détruites par l'érosion. Une forte averse enlève des couches entières d'alvéoles.

A quelle technique recourent les ouvriers de *B. bellicosus rex* pour construire ? Nous avons pu à maintes reprises l'étudier à loisir.

Les ouvriers pratiquent des galeries ascendantes dans l'épaisseur du dôme et les creusent jusqu'à ce qu'elles s'ouvrent à l'extérieur. Pour un cône dont la base est de 50 cm de diamètre, elles sont de 10 à 20 et mesurent de 5 à 10 mm de plus grand diamètre (en général, leur section est elliptique). Dès qu'ils ont gagné la surface extérieure, les ouvriers élèvent des lames dressées, minces, assez irrégulières de forme, hautes de 12 mm et larges de 12 à 14 mm. Ces lames sont disposées de telle façon qu'elles délimitent des espaces ou alvéoles ; vers le haut, elles s'unissent par des voûtes, comparables à celles qui s'observent lors de la reconstruction du nid de *B. natalensis*, par la jonction d'arcades.

Puis, sur une assise d'alvéoles, les ouvriers en construisent une autre et ainsi de suite.

Le matériau utilisé est de la terre argileuse ou de l'argile pure. Il est imbibé d'eau ou de salive. Les ouvriers, nous l'avons déjà décrit pour *B. natalensis* dans diverses publications, le portent entre les mandibules sous forme de boulette ou de boudin. La masse terreuse s'engage profondément dans la cavité buccale. Les boulettes sont déposées côte à côte, comme le sont les moellons d'un mur, tassées par la pression qu'exerce activement la tête, puis plus ou moins lissées par le labium.

Les matériaux, nous en avons la preuve minéralogique, proviennent de la profondeur et en majorité sont prélevés sous la couche de gravillons latéritiques. Mais les ouvriers remontent aussi de nombreux petits cailloux (quartzite, schiste, etc.), souvent plus volumineux que la tête des grands ouvriers. Nous laissons à notre collaborateur, Ph. Boyer, le soin d'exposer dans un mémoire spécial les résultats de ses études sur l'action des Termites sur les sols.

Les matériaux plastiques sont si imbibés de liquide qu'ils deviennent

pâteux et parfois même sont sur le point d'être délayés. Dans ce dernier cas, la boulette ou le boudin que dépose l'ouvrier s'étale et se confond avec les autres parties des cloisons et murailles.

Le liquide qui imbibé l'argile n'est pas parfaitement connu. Nous sommes sûrs qu'il peut être de la salive et exclusivement de la salive ; tel est bien le cas, lors des réparations de petites ouvertures pratiquées dans le nid ; les ouvriers alors prennent les matériaux qui se trouvent à proximité de la lésion et les humectent fortement. *B. natalensis*, dans des nids expérimentaux, nous a révélé des faits identiques. Mais, dans les agrandissements et les réparations très étendues, la quantité de liquide dépasse, semble-t-il, les possibilités sécrétoires des ouvriers. *Jamais*, d'ailleurs, les matériaux servant aux réparations d'urgence ne sont aussi fortement imbibés d'eau que ceux servant à l'agrandissement et ne présentent jamais la consistance de la boue. On pourrait croire que les matériaux utilisés sont ceux que la pluie a mouillés. Il n'en est rien et nous affirmons que les matériaux proviennent de zones profondes que les eaux pluviales n'ont pas eu le temps d'atteindre. D'autre part, nos fouilles nous ont montré que la terre, à quelques centimètres de profondeur, est bien loin d'être aussi imbibée d'eau que les boulettes des ouvriers maçons. Reste l'hypothèse que les ouvriers prennent leurs matériaux dans des strates voisines de la nappe phréatique et imprégnées d'eau et les remontent tels en surface (1).

Nous avons montré naguère que *Bellicositermes bellicosus* et *Psammotermes hybostomus* sont capables d'humecter des volumes de terre considérables, afin de donner à l'intérieur de leur nid l'humidité qui leur est indispensable (GRASSÉ et NOIROT, 1948).

Nous avons pu, d'autre part, relever dans maintes termitières de régions sèches [*Odontotermes magdalenæ* du Tchad (GRASSÉ et NOIROT, 1948), *Trinervitermes* sp. sp., etc.] la présence de galeries descendant en profondeur et atteignant sans aucun doute la nappe phréatique. Les Termites y prélèvent soit de l'eau, soit des matériaux plastiques imbibés d'eau. A Bossembélé, à Bambari, des sondages effectués par M. Ph. Boyer ont rencontré la nappe phréatique sous les termitières. C'est d'ailleurs grâce à cette nappe que les *Psammotermes* et les *Anacanthotermes* se maintiennent au Sahara dans des zones d'extrême aridité, où des années durant ne tombe aucune pluie.

Les rapports des Termites avec les eaux souterraines mériteraient d'être à eux seuls l'objet d'une étude particulière ; ils tiennent assurément dans la vie des espèces des déserts ou des steppes à longue saison sèche un rôle très important.

L'ébauche alvéolaire une fois achevée, les ouvriers la combent d'argile, ne laissant çà et là que quelques galeries ; elle devient massive. C'est là

(1) Dans le cas de la climatisation, le transport de liquide ne s'accompagne pas de construction. Les Termites rejettent la salive ou l'eau sur la terre ou le sable ; les *Bellicositermes natalensis* mouillent fortement de salive la sciure de bois qu'ils amassent en quelques points de leur nid.



un trait caractéristique des *Bellicositermes bellicosus*. Sans doute *B. natalensis* travaille-t-il d'une façon analogue, préparant une ébauche alvéolaire qu'il renforce par la suite, mais l'œuvre définitive, s'il s'agit, par exemple, d'une portion de muraille, n'atteint pas la compacité de celle des *B. bellicosus* ; elle reste parcourue par des galeries nombreuses.

2° L'ÉROSION ET SES CONSÉQUENCES. — Comme nous l'avons dit plus haut, les constructions des *B. bellicosus rex*, surtout récentes, donnent prise à l'érosion pluviale.

L'argile, dans beaucoup des cônes d'accroissement, en séchant se fendille (phénomène du retrait de la pâte) ; l'eau de pluie, dans ce cas, la pénètre et la ramollit en profondeur. Dans des régions où des pluies de 100 à 180 mm tombant en quelques heures n'ont rien d'exceptionnel, l'érosion attaque fortement les cônes d'accroissement. « Les matériaux arrachés par la pluie se déposent tout autour des cônes épigés ; l'accumulation de ces déblais forme peu à peu au-dessus de la termitière un dôme surbaissé, dont le volume s'accroît sans cesse aux dépens des matériaux des cônes d'accroissement ; comme ces cônes d'accroissement sont inlassablement reconstruits par les ouvriers, qui apportent en surface les éléments du sol profond, on aboutit à la surrection progressive des énormes tumuli caractéristiques de l'espèce. »

C'est en grande partie à cause de l'érosion que le dôme épigé des *Bellicositermes bellicosus rex* prend une forme arrondie, tendant souvent vers la coupole.

3° REMANIEMENT DES DÉBLAIS. — Le dôme épigé est l'objet de remaniements internes d'une faible importance, si on les considère sur un court laps de temps, mais d'une grande ampleur au bout de quelques années.

L'un de nous, il y a déjà longtemps (GRASSÉ, 1937), a fait connaître l'instabilité de la structure interne du nid de *B. natalensis*. Les ouvriers démolissent ici, reconstruisent ailleurs, pour des causes qui nous échappent d'ailleurs. Cette activité, qui souvent paraît être sans objet, se rattache en maintes circonstances à l'agrandissement de la termitière et à la montée de l'habitacle entourant la cellule royale. Cette ascension atteint une valeur considérable : dans les grands tumuli, la base de la zone feuilletée se trouve à 1,50-2 m et plus au-dessus du niveau du sol ; à l'origine, elle était sous terre, à une profondeur de l'ordre de 0,50 m à 1 m ! On peut, sans exagérer, évaluer à 3 m le déplacement effectué.

Comme jamais, dans la totalité des nids que nous avons fouillés, qu'ils soient construits par *B. natalensis* ou par *B. bellicosus*, nous n'avons observé ni cellule royale démolie ou en cours de reconstruction, nous sommes conduits à admettre que le déplacement s'effectue insensiblement par des modifications compensées ; par exemple, nous imaginons qu'à un haussement du plancher de la loge royale correspond un évidement du plafond et, à la surface extérieure de la cellule, un renforcement de la face supérieure correspond un amincissement de la face inférieure.

Dans les nids de *B. bellicosus rex* où la cave sous-habitaculaire n'existe

pas, on observe souvent, sous l'habitacle, une masse d'argile, fine et compacte, qui occupe l'emplacement de l'habitacle, alors que celui-ci se trouvait à un niveau inférieur. A la construction lamellaire, alvéolaire, les ouvriers ont substitué un massif homogène parcouru par quelques galeries.

Nous avons la quasi-certitude que, dans quelques nids, pour des raisons qui nous échappent, l'habitacle a effectué, non seulement une montée, mais aussi un déplacement latéral, accompagné d'une migration parallèle du cône principal.

## LES ALIMENTS

Les *Bellicositermes* utilisent comme aliments toutes les matières contenant de la cellulose ou de la cellulose liée à de la lignine (bois).

Pendant le jour, les ouvriers rongent le bois de l'intérieur, l'atteignant par une galerie de la péricie ou sous le couvert de lames d'argile faites de boulettes d'argile agglomérées. Pendant la nuit, ils sortent de la termitière et s'exposent à l'air libre (GRASSÉ, 1945) ; ils récoltent des fétus de graminées, des graines, des fragments de feuilles et autres débris de végétaux.

La récolte nocturne est le fait de fourrageurs qui travaillent à la manière des ouvriers d'*Hodotermes* et de *Trinervitermes*.

Voici le cas, bien observé, d'une colonne opérant dans la nuit du 28 avril, à 10 km au nord de Zinder (Niger).

A minuit, la température est de 28° C à 1,50 m au-dessus du sol et de 25° C au sol.

Dans la savane circulent de nombreuses colonnes de *Bellicositermes*. Elles convergent sur un tas de sorgho sec et de feuilles d'arbre épaisses et sèches. Les Termites sortent de terre par plusieurs orifices autour desquels de nombreux soldats, plus ou moins disposés en cercle, montent la garde, la tête tournée vers l'extérieur. Les colonnes se composent exclusivement de petits ouvriers, mêlés à de nombreux petits soldats ; elles sont flanquées de soldats immobiles, la tête tournée vers l'extérieur.

Tous les individus témoignent d'une activité vraiment fébrile. Les feuilles, les tiges sont découpées, taillées, déchiquetées, cisailées en petits fragments. On voit 3 ou 4 ouvriers portant en commun un grand fragment de feuille à bord découpé irrégulièrement.

Les colonnes arrivées sur les lieux de récolte se dispersent, s'égaillent. Le retour s'opère à l'inverse de l'aller. Beaucoup d'ouvriers paraissent ne rien transporter.

A six heures du matin, aucun *Bellicositermes* n'est visible à l'extérieur ; les orifices de sortie ont été obturés. Aucune galerie couverte, aucun placard terreux n'a été construit. Le nid d'où provenaient les fourrageurs était situé à une quarantaine de mètres du tas de sorgho et de feuilles sèches.

L'importance que tiennent les *Penisetum* et autres Graminées dans l'alimentation des *Bellicositermes* et surtout de *B. bellicosus rex* mérite d'être

signalée. Chaumes et feuilles sont découpés en petits fragments et incorporés, après un broyage assez sommaire, aux meules à champignons. Quand les feuilles sont bien vertes, les zones nouvellement construites sur les meules apparaissent en vert assez vif, ce qui laisse entendre que le travail est tout récent et que la chlorophylle n'a pas été altérée par les enzymes salivaires. Dans les grandes termitières du *B. bellicosus rex* des environs de Bambari, nous avons fait cette observation à plusieurs reprises.

Dans les savanes soumises aux feux de brousse périodiques, les Graminées constituent l'aliment principal des *Bellicositermes*. Mais ceux-ci peuvent parfaitement se contenter de bois, comme cela se passe dans les régions forestières (Nola, par exemple).

Le bois, qu'il soit altéré par les champignons ou les bactéries ou qu'il soit sain, est indifféremment utilisé par les *Bellicositermes*. Ceci n'a rien d'étonnant depuis que nous avons fait connaître le rôle des meules à champignons où le mycélium des *Termitomyces* attaque et décompose la lignine (GRASSÉ et NOIROT, 1957, 1959) (1).

Nous ne savons encore pas si les *Bellicositermes*, dans une société normale, s'alimentent exclusivement de la matière des meules. Nous rappellerons que l'un de nous (GRASSÉ) entretint pendant près de dix-huit mois un élevage de *B. natalensis* hors de la présence de meules et seulement avec du bois infiltré par le mycélium de champignons non déterminés. Cet élevage, composé exclusivement de neutres adultes, fut interrompu en 1940 par suite de la guerre. Il montre que ces individus peuvent se passer de meules et, partant, de *Termitomyces*. Il nous renseigne aussi sur la longévité des ouvriers qui, bien que placés dans des conditions éloignées de celles de la nature, a largement dépassé un an et demi. Lors de l'abandon de l'élevage, les ouvriers et les soldats étaient encore en parfaite santé.

La consommation des meules par les ouvriers est une certitude. Nous ne reviendrons point sur ce que nous avons écrit antérieurement (1957, 1958) à son sujet. Nous ajouterons pourtant que de nouveaux dosages ont confirmé que le *Termitomyces* attaque la lignine et libère de la cellulose.

Roi, reine, larves sont exclusivement nourris de salive que les ouvriers leur donnent à la becquée. Les nymphes âgées reçoivent en outre du bois qui paraît provenir des meules et avoir été soigneusement trituré par les ouvriers nourriciers.

(1) Lorsque SANDS (1961) écrit que les meules de champignons ne sont pas faites de bois mâché mais bien d'excréments, il se trompe. Les *Macrotermitinæ* ont un contenu rectal toujours peu abondant, leurs excréments riches en particules minérales forment des mouchetures en plaquettes circulaires et rougeâtres ; elles ne contiennent jamais de gros fragments végétaux. Nous avons vu construire la meule avec des boulettes de bois mâché, végéter le mycélium et pousser les mycotêtes. Les meules en feuilles mâchées de *Macrotermes* lèveraient tous les doutes s'il pouvait en rester.



## SUBSTITUTION DE L'ARGILE AUX ALIMENTS PRÉLEVÉS

Les ouvriers rongeur du bois de l'intérieur ou sous le couvert d'une lame d'argile exécutent des allées et venues entre le nid et le lieu de la récolte. Ils apportent au nid des fragments de bois, et ils en partent, tenant dans la bouche, une boulette d'argile, prélevée dans la profondeur ; cette boulette est rendue pâteuse par mélange avec de la salive. Cette argile est utilisée à remplir dans la pièce de bois les espaces rendus vides par l'enlèvement de parties.

En 1944, nous avons fait connaître, pour la première fois, ce curieux rituel chez l'*Odontermes erraticus* de l'Aïr. L'aliment prélevé sur le bois, ou sur un excrément, est remplacé par une masse égale de terre qui affecte très exactement la forme des parties enlevées, de telle sorte qu'à la branche, à la bouse de vache, au crottin d'âne se substitue une masse d'argile de même forme et de même taille. Pendant longtemps, les ouvriers laissent une mince pellicule de bois ou d'excréments qui dissimule leur travail clandestin. Finalement, ils suppriment complètement cette fine couverture. Les *Pseudacanthotermes* portent ce rituel à son plus haut degré ; non rarement, ils vident à peu près complètement de grosses souches de bois, auquel ils substituent de l'argile massive creusée de quelques galeries et de chambres où nous avons trouvé des meules à champignons.

Nous n'avons aucune explication à proposer de ce trait de comportement propre aux seuls *Macrotermitinæ*.

## LE PROBLÈME DE LA « SCIURE DE BOIS »

*Bellicositermes natalensis*, dans ou sur son habitacle même, amoncelle de menus débris végétaux, formant des amas volumineux, sur lesquels nous avons déjà fourni maints renseignements (GRASSÉ, 1937, 1945). Leur abondance varie d'un nid à un autre ; de certains nids, nous avons retiré plusieurs litres de sciure, alors que d'autres en contenaient beaucoup moins.

Les amas sont très fortement imbibés de salive. Ils réalisent un milieu particulier dans lequel vivent plusieurs espèces de Collemboles, un Diptère (encore indéterminé) et un Carabique (*Perigona* [*Xenogona*] *termitis*) (GRASSÉ 1941).

Nous inclinons à admettre la valeur alimentaire de la « sciure de bois », soit que les ouvriers la consomment telle qu'elle est, soit qu'ils l'incorporent aux meules.

*Bellicositermes bellicosus* n'entasse pas la sciure et c'est là un fait marquant de son comportement. Toutefois, dans un tout jeune nid de *B. bellicosus rex*, nous avons trouvé, en très faible quantité, de la sciure grossière et non humectée de salive. Elle était entreposée dans les galeries, sous la cave, à la périphérie de l'habitable et dans les espaces situés au-dessous du socle.

Jamais une telle trouvaille ne fut faite dans les grands nids de *B. bellicosus rex*.

Parmi les Macrotermitinæ, l'amasement de débris végétaux n'est connu en toute certitude que chez *Bellicositermes natalensis*, *Macrotermes gilvus* (Extrême-Orient) et les *Macrotermes* africains coupeurs de feuilles (GRASSÉ et NOIROT, 1951). Chez ces derniers, l'emploi de rondelles de feuilles deséchées à la confection des meules est certain, puisque les débris de celles-ci se retrouvent dans les meules et les colorent en brun.

## LE REMPLACEMENT DES SEXUÉS FONCTIONNELS

Dans un très grand tumulus (28 m de diamètre) de *B. bellicosus rex*, la cellule royale, située dans l'habitable en plein dans une zone feuilletée et assez excentriquement, présentait une forme inhabituelle. C'était une chambre plate, à parois minces, se distinguant à peine du feuilleté attenant ; elle mesurait 17-18 cm de long, 13 cm de large et 2 cm de hauteur maxima. La reine mesurait entre 7 et 8 cm ; comme elle fut écrasée en partie au cours de la fouille, on ne peut lui attribuer une longueur plus précise.

La petite taille de la reine ne correspondant point à l'énormité de la population et l'aspect aberrant de la loge royale donnent à penser que cette reine n'était point celle qui avait présidé à la fondation de cette société. Les œufs étaient présents, mais en quantité relativement faible ; les larves âgées étaient peu nombreuses et le tout jeune couvain manquait (Bossembélé, novembre) ; les grands soldats étaient aussi relativement rares.

Nous tenons pour vraisemblable que la reine de cette société était un sexué de remplacement, un imago, datant d'un essaimage récent (un ou deux ans) et ayant subi une croissance accélérée grâce à une alimentation surabondante en rapport avec le grand nombre des ouvriers nourriciers.

Nous n'avons trouvé la trace d'aucune autre cellule royale. Étant donné la facilité avec laquelle *Bellicositermes bellicosus rex* modifie la structure de son édifice, il est fort possible que la cellule royale originelle ait été supprimée après la mort de la reine fondatrice.

D'autres observations nous conduisent à penser que, chez les Macrotermitinæ, les sociétés orphelines acquièrent de nouveaux reproducteurs par adoption d'imagos qui ne participent pas à l'essaimage et deviennent fonctionnels à l'intérieur du nid où ils sont nés. Bien entendu, ce remplacement n'est possible que lorsque la société a formé des imagos essaimants. Ainsi, HAVILAND (1898), ayant supprimé le couple royal dans cinq nids de *Macrotermes malayanus*, a obtenu dans 3 cas un couple de sexués imaginaires de remplacement. COATON (1949) a obtenu des résultats similaires chez *Odontodermes latericius*. La néoténie semble avoir disparu chez les Macrotermitinæ (NOIROT, 1956).

La société ne récupère pas de nouveaux sexués femelles par néoténie. Nous avons observé le fait dans les régions du cercle de M'Baiki (Répu-

blique Centrafricaine) où les Pygmées prélèvent les reines des grandes termitières, dont ils sont friands. A notre connaissance, jamais un sexué néoténique n'a été trouvé dans une des termitières appartenant à la sous-famille des Macrotermitinæ.

## AUTEURS CITÉS

1947. COATON (W. G. H.). — The Pienaars River complex of wood eating Termites (*J. ent. soc. South Africa*, vol. 9, p. 130-177). — 1949. Queen removal in termite Control (*Farming in South Africa*, 124, p. 335-338). — 1950. Infestation of buildings in South Africa by subterranean wood destroying Termites (*Depart. agr. South Africa Entomol. series*, n° 30, 89 pages). — 1961. Association of Termites and fungi (*Wild Life*, vol. 15, p. 39-54).
1925. EMERSON (A. E.). — The Termites of Kartabo, Bartica District, British Guiana (*Zoologica*, N. Y., vol. 6, p. 291-459). — 1928. Termites of the belgian Congo and the Cameroun (*Bull. am. Mus. hist. nat.*, vol. 57, p. 401-574). — 1956.
1908. ESCHERICH (K.). — *Eine Ferienreise in Erythrea*. Quelle et Meyer, édit., Leipzig. — 1909. *Die Termiten oder weissen Ameisen*, W. Klinkhardt, édit., Leipzig.
1915. FULLER (CL.). — Observations on some South african Termites (*Ann. Natal. Mus.*, vol. 3, p. 329-504). — 1921. The Termites of South Africa: beeing a preliminary notice (*S. afr. J. nat. Hist.*, vol. 3, p. 14-52).
- 1937 a. GRASSÉ (P. P.). — Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique occidentale, 1<sup>re</sup> partie (*Ann. Soc. entom. France*, vol. 106, p. 1-100). — 1937 b. Le *Bellicositermes jeanneli* n. sp., constructeur de grandes termitières à cheminée (*Bull. soc. ent. Fr.*, vol. 42, p. 71-73). — 1944-1945. Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Ann. Sc. nat. [Zool., Biol. an.]*, vol. 6, p. 97-171, et vol. 7, p. 115-146).
1948. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (CH.). — La climatisation de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, vol. 227, p. 869-871). — 1949. Les termitières géantes de l'Afrique équatoriale (*Ibidem*, vol. 229, p. 727-730). — 1950. Documents sur la biologie de l'*Odontotermes magdalenæ*, n. sp. (*Ann. Sc. Nat. [Zool., Biol. anim.]*, 11<sup>e</sup> série, vol. 12, p. 117-142). — 1951. Nouvelles recherches sur la biologie de divers Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Ibidem*, 11<sup>e</sup> série, vol. 13, p. 291-342). — 1955. La fondation de nouvelles sociétés par *Bellicositermes natalensis* (*Insectes sociaux*, vol. 2, p. 212-220). — 1956-1958. Construction et architecture chez les Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Proc. 10th internat. Congress Entom.*, vol. 2, p. 515-520). — 1957. La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique équatoriale française (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, vol. 244, p. 974-979). — 1958 a. Le comportement des Termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphère des termitières et son renouvellement (*Ann. Sc. Nat. [Zool., Biol. anim.]*, 11<sup>e</sup> série, vol. 20, p. 1-28). — 1958 b. La meule des Termites champignonnistes et sa signification symbiotique (*Ibidem*, 11<sup>e</sup> série, vol. 20, p. 113-129).
1853. HAGEN (H. A.). — Hr Peters... gesammelten... Neuropteren aus Mossambique (*Ber. Verh. könig. preuss. Akad. Wiss. Berlin*, p. 479-482).
1956. HARRIS (W. V.). — Termite mound building (*Insectes sociaux*, vol. 3, p. 261-268).
1898. HAVILAND (G. D.). — Observations on Termites; with descriptions of new species (*J. linn. Soc. [Zool.]*, vol. 26, p. 358-442).
1912. HOLMGREN (N.). — Termitenstudien. 3. Systematik der Termiten. Die Familie Metatermitidae (*Kong. Sv. Vet. Akad. Handlinger*, vol. 48, p. 1-166).
1961. SANDS (W. A.). — Nest structure and size distribution in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinæ) in West Africa (*Insectes sociaux*, vol. 8, p. 177-188).



1956. NOIROT (Ch.). — Les sexués de remplacement chez les Termites supérieurs (*Insectes sociaux*, vol. 3, p. 145-158). — 1959. Sur le nid et la biologie de *Macrotermes gilvus* Holmgr. dans les rizières du Cambodge (*Ibidem*, vol. 6, p. 179-184). — 1960. Isoptera (*South Africa Animal Life*, vol. 7, p. 19-24).
1899. SJÖSTEDT (Y.). — Eine neue Termite aus Ostafrika (*Ent. Tidsk.*, vol. 20, p. 156). — 1900. Monographie der Termiten Afrikas (*Kön. sc. Vet. Akad. Handlingar*, vol. 34, p. 1-236). — 1926. Revision der Termiten Afrikas (*Ibidem*, 3<sup>e</sup> série, n° 1, 419 pages).
1781. SMEATHMAN (H.). — Some account of the Termites, which are found in Africa and other hot climates (*Phil. Trans. Roy. Soc.*, vol. 71, p. 139-192 ; ou *Mémoire pour servir à l'histoire de quelques insectes connus sous les noms de Termes ou Fourmis blanches*, traduit par C. Rigaud, Paris, 1786).
1949. SNYDER (T. E.). — Catalog of the Termites (Isoptera) of the world (*Smith. misc. Collect.*, vol. 112, p. 1-490).

## LÉGENDES DES PLANCHES (1)

---

### PLANCHE I.

Termitière cathédrale typique de *Bellicositermes natalensis*. Côte-d'Ivoire, Réserve de Bouna.

### PLANCHE II.

Termitière en cheminée de *Bellicositermes natalensis*. Côte-d'Ivoire, Réserve de Bouna  
A comparer aux nids du *Bellicositermes bellicosus jeanneli* de l'Omo (Grassé, 1937 b).

### PLANCHE III.

Coupe verticale subaxiale d'un nid cathédrale sans flèche principale, montrant le socle de l'habitacle à fleur de sol, la cave avec ses piliers, le vaste espace régnant au-dessus de l'habitacle avec le départ, sur la droite, d'une « cheminée verticale » ; la coupe du gros clocheton de gauche révèle l'importance de l'endoécie dans cette partie de l'édifice, ce qui s'oppose à l'extrême massivité des superstructures de *B. bellicosus* Côte d'Ivoire, Savane de Dabou.

### PLANCHE IV.

Détail de la cave du même nid.

### PLANCHE V.

La cellule royale du même nid, sise dans une zone feuilletée de l'habitacle. Toutes ses ouvertures latérales ont été fermées par les ouvriers pendant la fouille. De très nombreuses jeunes larves sont tombées d'une meule sur le toit de la cellule.

### PLANCHE VI.

Termitière à tourelles dans les savanes humides de la région de Makoua (République du Congo).

### PLANCHE VII.

Termitière en cône, richement peuplée, marne sableuse, blanchâtre, à Nola, non loin de la Sangha (Oubangui, République Centrafricaine).

### PLANCHE VIII.

Nid de grande taille, habitacle entièrement au-dessus du sol. Une tourelle qui était tombée vient d'être restaurée dans son état ancien (Makoua, République du Congo).

### PLANCHE IX.

Termitière en dôme avec habitacle aplati, juste au-dessus de la couche des gravillons latéritiques (Bossembélé, République Centrafricaine).

(1) Ces planches ont été payées grâce à une subvention généreusement accordée par la FONDATION SINGER-POLIGNAC.

PLANCHE X.

Grande termitière dérivant du type en dôme, déjà dégradée, probablement à l'état sénile (Bossembélé, République Centrafricaine).

PLANCHE XI.

Jeune termitière entièrement hypogée, quelques cheminées ascendantes; paraécie et idiothèque très marquées, sciure de bois abondante sur l'habitable (Bossembélé, République Centrafricaine).

PLANCHE XII.

*Bellicositermes bellicosus rex*, termitières géantes à l'est de Batouri, Cameroun.

PLANCHE XIII.

Savane herbeuse à termitières géantes de *Bellicositermes bellicosus rex*. (Gounouman, République Centrafricaine).

PLANCHE XIV.

*Bellicositermes bellicosus rex*. Tumulus habité, avec, à son sommet, un cône d'accroissement et une végétation déjà abondante. Sur la gauche, on aperçoit une « case » indigène. Gounouman, République Centrafricaine.

PLANCHE XV.

Grande termitière sous forêt à Nola (République Centrafricaine).

PLANCHE XVI.

Coupe pratiquée au « bulldozer » d'une grande termitière de *B. bellicosus rex* à Bambari (République Centrafricaine). Une grande « poche » où se trouvait la cellule royale vient d'être ouverte.

PLANCHE XVII.

Toute jeune termitière de *Bellicositermes bellicosus rex* entièrement hypogée; meule d'un seul tenant, idiothèque totale, paraécie bien développée. Bambari.

PLANCHE XVIII.

Jeune termitière de *Bellicositermes bellicosus rex* avec tumulus à ses débuts et des cônes d'accroissement, dont deux tout récents. Bambari.

PLANCHE XIX.

Tumulus de *Bellicositermes bellicosus rex* haut d'un mètre avec plusieurs cônes de croissance, dont deux marginaux. Bambari.

PLANCHE XX.

Grand soldat de *Bellicositermes natalensis* cisaillant une grande ouvrière de Fourmi-cadavre (*Paltothyreus*).





# LES ÉCHANGES DE NOURRITURE LIQUIDE ENTRE ABEILLES AUX TEMPÉRATURES ÉLEVÉES

par  
Y. LENSKY

(Faculté d'Agriculture, Rehovot, Israël, et Station de Recherches sur l'Abeille et les  
Insectes sociaux, Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise, France.)

L'évaporation est le mode de refroidissement le plus efficace dans tout le domaine animal. Il existe tout de même des variations très importantes en ce qui concerne les mécanismes par lesquels l'eau est vaporisée.

Dans notre travail sur la perte de l'eau chez les Abeilles aux températures élevées, nous avons trouvé que, outre l'évaporation cuticulaire et spiraculaire, il existe quelques facteurs additionnels qui contribuent probablement à la thermorégulation.

RIBBANDS, KALMUS et NIXON (1952) ont démontré, à l'aide de saccharose marqué par  $P_{32}$ , qu'il existe un échange perpétuel de matière entre les Abeilles dans la ruche. C'est LINDAUER (1955) qui a démontré que les Abeilles dégorgent de leur jabot des gouttes du liquide entre leurs mandibules et leur proboscis, de sorte que ces gouttes s'évaporent en modifiant le microclimat. HAZELHOFF (1954) a trouvé que les Abeilles réagissent aux températures élevées par la ventilation de leurs ailes.

Dans cette étude, nous avons essayé de rechercher s'il existe des échanges de liquide entre les Abeilles qui auraient l'effet de perfectionner la thermorégulation et de garder le pourcentage d'eau du sang (Y. LENSKY, non publié).

## MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

Dans une étude préliminaire, nous avons constaté que, lorsqu'on soumet des Abeilles butineuses, capturées à l'entrée de la ruche, aux températures élevées, une part des Abeilles perd de son poids, tandis que l'autre partie en gagne. Ce phénomène a lieu chez des Abeilles, parmi lesquelles certaines ont leur jabot plein de liquide.

Dans cette expérience, nous nous sommes servis de deux groupes d'Abeilles de la race italienne, l'une maintenue sur nourriture sèche de

candi et l'autre sur nourriture liquide (mélange de miel et d'eau en proportion 1/4). Après la pesée individuelle, les Abeilles des deux groupes ont été introduites dans une cagette cylindrique, *de façon qu'un contact immédiat soit établi entre elles*. Comme témoins, nous avons soumis aux mêmes conditions deux cagettes, chacune contenant des Abeilles nourries sur l'un des deux régimes, mais de sorte que l'échange de nourriture n'était pas possible.

Les Abeilles sur régime sec ont été placées pour quatre-sept jours avant l'expérience dans des cagettes Liebefeld légèrement modifiées en introduisant une toile plastique à la place du verre, ce qui empêche la condensation de l'eau et permet la ventilation. Nous tenons à stipuler qu'en utilisant cette méthode nous avons réussi à maintenir des Abeilles sous nourriture sèche pendant une semaine, presque sans mortalité. Les Abeilles au régime liquide, après avoir été prises près de la ruche, ont été nourries pendant quelques heures d'une solution de miel dans les mêmes cagettes. Les cagettes se trouvaient dans une étuve à 32° C et 50 p. 100 H. R.

En vue d'établir le poids, nous avons marqué les Abeilles individuellement à l'aide d'un petit disque muni d'un chiffre et collé sur le thorax. Les Abeilles ont été sorties des cagettes par aspiration ; à l'extrémité de l'aspirateur se trouve une grille à travers laquelle nous avons collé les disques. Les Abeilles ont été pesées sur balance micro-analytique, et transférées en cagette d'essai, dans une étuve à 50° C pendant vingt minutes. Cette cagette est un cylindre de toile plastique de 7 cm × 2,5 cm et fermé par un bouchon de liège. A la fin de l'essai, les Abeilles sont extraites des cagettes et pesées individuellement. L'étuve que nous avons utilisée était d'une précision de  $\pm 0,2^\circ$  C et munie d'une vitre pour nous permettre de suivre le comportement des Abeilles. Un petit ventilateur installé à l'intérieur empêchait la stratification de la température dans l'étuve. L'hygrométrie a été mesurée au psychromètre.

## RÉSULTATS

### *Expérience n° 1.*

Dans cette expérience, nous nous sommes servis d'Abeilles butineuses à leur retour à la ruche pour les comparer avec celles maintenues sur nourriture sèche. Il est vrai que peu d'Abeilles butineuses de ce groupe ont gagné en poids, donc nous supposons que leur jabot n'était pas suffisamment rempli. De même il y a une perte en poids des Abeilles sur nourriture sèche. De la moyenne il ressort que, pendant vingt minutes à 50° C, les Abeilles sur nourriture sèche ont gagné 7,6 mg de leur poids tandis que celles sur nourriture liquide en ont perdu 9,4 mg. Et ici pour la première fois nous obtenons une image claire de la répartition de la nourriture, exprimée quantitativement.



## EXPÉRIENCE N° 1

ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE SÈCHE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.	CONDITIONS EXPÉRIMENTALES. 20 mn, 50° C, 20 % H. R. Ventilation.
1	97,6	99,4	+ 1,8	+ 1,8	
2	108,8	116,1	+ 7,3	+ 6,7	
3	96,5	89,5	— 7,0	— 7,2	
4	84,0	89,2	+ 5,2	+ 6,1	
5	95,5	105,3	+ 9,8	+ 10,2	
6	80,6	89,0	+ 8,4	+ 10,4	
7	76,8	87,7	+ 10,9	+ 14,1	
8	92,0	105,6	+ 13,6	+ 14,7	
9	91,8	103,5	+ 11,7	+ 12,7	
10	80,5	95,7	+ 15,2	+ 18,8	
MOYENNE..	90,4	98,1	+ 7,6	+ 8,8	

ABEILLES BUTINEUSES CAPTURÉES À LEUR RETOUR À LA RUCHE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.
1	126,5	133,1	+ 6,6	+ 5,2
2	112,9	108,9	— 4,0	— 3,2
3	113,1	100,6	— 12,5	— 11,0
4	113,3	87,1	— 25,2	— 22,0
5	137,9	76,3	— 61,6	— 44,6
6	123,6	126,5	+ 2,9	+ 2,3
7	122,4	115,4	— 7,0	— 5,7
8	122,7	121,0	— 1,7	— 1,3
9	127,0	127,5	+ 0,5	+ 0,3
10	123,6	131,8	+ 7,2	+ 5,8
MOYENNE..	122,3	112,8	— 9,4	— 7,4

*Expériences n°s 2, 3 et 4.*

Dans ces expériences, nous avons utilisé des Abeilles prises à leur retour à la ruche et introduites pour une période pré-expérimentale dans les cagettes et nourries d'une solution de miel et d'eau pendant cinq heures. Ce léger changement de méthode a contribué à un remplissage plus homogène du jabot et à la transmission plus nette du liquide d'un groupe à l'autre.

Nous constatons ainsi qu'une grande quantité de liquide est transmise pendant une période assez courte et qui atteint 20,5 mg de surplus du poids original. Il existe ainsi une grande différence des poids d'origine entre les groupes, suivant le régime ; la moyenne pour les Abeilles maintenues sur nourriture sèche est de 96,5 mg, tandis que, pour celles sur nourriture liquide, de 163.0 mg.

La différence entre les deux groupes d'Abeilles dans les expériences nos 2, 3 et 4 est très significative ( $P < 0,001$ ).

## EXPÉRIENCE N° 2

## ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE SÈCHE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.	CONDITIONS EXPÉRIMENTALES. 23 mn, 54° C, 20 % H. R. Ventilation.
1	96,6	122,6	+ 26,0	+ 26,9	
2	84,9	111,0	+ 26,1	+ 30,7	
3	105,2	121,0	+ 15,8	+ 15,0	
4	110,8	123,0	+ 12,2	+ 11,0	
5	112,0	132,5	+ 20,5	+ 18,4	
6	86,4	93,7	+ 7,3	+ 8,4	
7	78,4	104,8	+ 26,4	+ 33,9	
8	98,1	128,1	+ 30,0	+ 30,5	
MOYENNE..	96,5	117,0	+ 20,5	+ 21,8	

## ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE LIQUIDE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.	
1	127,9	108,1	— 19,8	— 15,5	
2	139,0	104,2	— 34,8	— 25,0	
3	139,2	104,1	— 35,1	— 25,2	
4	133,6	84,2	— 49,4	— 37,0	
5	164,7	114,1	— 50,6	— 30,8	
6	138,2	105,0	— 32,2	— 24,0	
7	152,2	98,3	— 53,9	— 35,4	
8	149,2	105,0	— 44,2	— 29,6	
MOYENNE..	143,0	102,8	— 40,1	— 27,8	

## EXPÉRIENCE N° 3

ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE SÈCHE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.	CONDITIONS EXPÉRIMENTALES. 20 mn, 50° C, 20 % H. R.
1	102,8	110,7	+ 7,9	+ 7,6	
2	84,3	110,6	+ 26,3	+ 31,1	
3	93,8	110,5	+ 16,7	+ 17,8	
4	77,9	85,0	+ 7,1	+ 9,1	
5	72,7	84,2	+ 11,5	+ 15,8	
6	93,9	110,5	+ 16,6	+ 17,6	
7	98,2	110,9	+ 12,7	+ 12,9	
8	100,3	105,1	+ 4,8	+ 4,8	
9	87,8	100,9	+ 13,1	+ 14,9	
10	91,1	95,6	+ 4,5	+ 4,9	
11	94,9	103,7	+ 8,8	+ 9,3	
12	94,2	97,9	+ 3,7	+ 3,9	
MOYENNE..	90,9	102,1	+ 11,1	+ 12,4	

ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE LIQUIDE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.
1	147,4	117,8	— 29,6	— 20,1
2	150,3	113,2	— 37,1	— 24,7
3	143,5	118,1	— 25,4	— 17,7
4	141,6	103,8	— 37,8	— 26,7
5	145,2	99,5	— 55,5	— 38,2
6	140,6	136,6	— 4,0	— 2,8
7	165,8	133,4	— 32,4	— 19,5
8	119,9	106,0	— 13,9	— 11,6
9	129,6	100,0	— 29,6	— 22,6
10	131,5	111,8	— 19,7	— 15,0
11	143,4	136,5	— 6,7	— 4,8
12	141,3	109,1	— 32,2	— 22,8
MOYENNE..	141,6	115,4	— 26,9	— 18,8



## EXPÉRIENCE N° 4

## ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE SÈCHE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.	CONDITIONS EXPÉRIMENTALES. 20 mn, 50° C, 20 % H. R. Ventilation.
1	123,3	135,8	+ 12,5	+ 10,1	
2	96,0	114,9	+ 18,9	+ 19,6	
3	91,3	118,0	+ 26,7	+ 29,2	
4	111,1	130,0	+ 18,9	+ 17,0	
5	91,7	126,3	+ 34,6	+ 37,7	
6	107,7	113,2	+ 5,5	+ 5,1	
7	106,1	123,8	+ 17,7	+ 16,7	
8	95,7	104,9	+ 9,2	+ 9,6	
9	116,7	133,0	+ 16,3	+ 14,0	
MOYENNE..	104,4	122,2	+ 17,8	+ 17,7	

## ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE LIQUIDE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.
1	148,3	88,3	+ 60,0	— 40,5
2	151,6	112,5	— 39,1	— 25,8
3	149,9	94,2	— 55,7	— 37,1
4	132,9	83,3	— 49,6	— 37,4
5	135,0	105,6	— 29,4	— 21,7
6	139,1	93,2	— 45,9	— 33,0
7	165,0	126,0	— 39,0	— 23,6
8	111,3	81,4	— 29,0	— 26,9
9	170,9	124,2	— 46,7	— 27,3
MOYENNE..	163,0	100,9	— 43,9	— 30,3

## Expérience n° 5.

Cette expérience était destinée à établir la perte de poids quand il n'y a pas d'échanges entre les Abeilles des deux groupes. Là nous avons employé deux groupes d'Abeilles dans des cagettes séparées, de façon que l'échange de nourriture était exclu. Selon ces résultats, nous pourrions conclure que chez les Abeilles sur nourriture sèche, séparées de celles sur nourriture liquide, et soumises aux températures élevées, il se produit une perte de poids. En effet, les Abeilles sur nourriture sèche ont perdu en moyenne 6,6 mg de poids, tandis que celles sur nourriture liquide

en ont perdu 14 mg. En conséquence, les Abeilles dans les expériences nos 2, 3 et 4 auraient dû perdre de leur poids s'il n'y avait pas eu les échanges de nourriture liquide.

Nous constatons aussi une influence de la nourriture sur la perte de poids, qui est très significative ( $P < 0,001$ ).

## EXPÉRIENCE N° 5

## ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE SÈCHE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.	CONDITIONS EXPÉRIMENTALES. 20 mn, 50° C, 20 % H. R. Ventilation.
1	117,2	112,3	— 4,9	— 4,2	
2	93,8	88,5	— 5,3	— 5,6	
3	86,2	82,2	— 4,0	— 4,6	
4	106,6	96,0	— 10,6	— 9,9	
5	108,0	98,3	— 9,7	— 9,0	
6	89,2	84,6	— 4,6	— 5,1	
7	108,3	101,1	— 7,2	— 6,6	
8	84,3	80,5	— 3,8	— 4,6	
9	85,0	78,0	— 7,0	— 8,2	
10	*101,6	92,9	— 8,7	— 8,5	
11	102,0	95,1	— 6,9	— 6,8	
12	96,4	88,6	— 7,6	— 7,9	
13	95,1	88,9	— 6,2	— 6,6	
14	94,1	88,2	— 5,9	— 6,3	
MOYENNE..	97,7	91,8	— 6,6	— 6,7	

## ABEILLES MAINTENUES SUR NOURRITURE LIQUIDE.

ABEILLE N°.	POIDS EN MG AVANT.	POIDS EN MG APRÈS.	DIFFÉRENCE EN MG.	DIFFÉRENCE EN %.
1	124,0	111,0	— 13,0	— 10,5
2	149,6	136,8	— 12,8	— 8,6
3	137,1	128,2	— 8,9	— 6,5
4	146,8	132,7	— 14,1	— 9,6
5	123,8	117,1	— 6,7	— 5,4
6	124,0	107,9	— 16,1	— 13,0
7	155,4	139,8	— 15,6	— 10,0
8	154,6	135,2	— 19,4	— 12,5
9	147,2	137,4	— 9,8	— 6,6
10	147,4	117,3	— 30,1	— 20,4
11	153,9	138,6	— 15,3	— 9,9
12	160,6	152,0	— 8,6	— 5,3
13	142,9	130,7	— 12,2	— 8,5
14	163,5	149,9	— 13,6	— 8,3
MOYENNE..	145,0	131,0	— 14,0	— 9,6

## CONCLUSION

Nous avons démontré des échanges assez importants du liquide entre les Abeilles aux températures élevées. Cette répartition est exprimée pour la première fois quantitativement. Nous supposons que c'est un phénomène d'une réaction thermorégulatrice sur le plan social. Nous sommes en train de vérifier si cette réaction crée un microclimat différent autour des Abeilles dans ces conditions expérimentales.

## BIBLIOGRAPHIE.

- RIBBANDS (C. R.), KALMUS (H. S.), NIXON (H. L.). — New evidence of communication in the honeybee colony (*Nature*, 1952, **170**, 438).  
LINDAUER (M.). — The water economy and temperature regulation of the honeybee colony (*Bee World*, 1955, **36**, 62-72).  
HAZELHOFF (E. H.). — Ventilation in a bee hive during summer (*Physiologia Comparata et Ecologia*, 1954, **3**, 343-364).

## REMERCIEMENTS.

Je remercie M. Rémy CHAUVIN, Directeur de la Station de Recherches Apicoles de Bures-sur-Yvette, qui a guidé mon travail et qui m'a encouragé à continuer.

Ce travail a pu être effectué avec l'aide d'une bourse de stage gracieusement offerte par le Ministère des Affaires Étrangères du Gouvernement Français.

---



# TONERZEUGUNG DURCH SCHWINGENDEN MEMBRANEN BEI AMEISEN (*PLAGIOLEPIS*, *LEPTOTHORAX*, *SOLENOPSIS*)

von  
ROBERT NACHTWEY

Die bisher beschriebenen Tonapparate der Ameisen sind einfache Stridulationsapparate, bei denen ein chitiner Hartteil durch Reibung auf rauher Fläche in Schwingungen gerät (siehe Lit. Verz.). Die Tonerzeugung dieser Organe entspricht der Wirkungsweise von Stimmgabeln. Im Folgenden wird ein Schallorgan beschrieben, dessen Wirkungsprinzip ein völlig anderes ist, und das über eine erhebliche Komplikation verfügt. Die Gattungen *Plagiolepis*, *Iridomyrmex*, *Leptothorax*, *Solenopsis* und noch andere Gattungen besitzen ein verwickelt gebautes, Töne erzeugendes Organ, das mit schwingenden Membranen arbeitet.

## 1° Material und Methode.

Die Untersuchungen wurden vor allem an völlig durchsichtigen Totalpräparaten einer *Plagiolepis*-Art ausgeführt. Diese Spezies entspricht durchaus der *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki, sowohl in den morphologischen Verhältnissen der Antennen wie auch in der Gestaltung des Kopfes, dessen Hinterrand deutlich konkav ausgeschweift erscheint. Die Körperlänge meiner Exemplare schwankt zwischen 1 125  $\mu$  und 1 400  $\mu$ . Bei einem 1 200  $\mu$  langen Exemplar beträgt die Kopfbreite 300  $\mu$ , die Breite des Abdomens 375  $\mu$ . Die Breite des Epinotums, gemessen an seinem Hinterrand, mit Einschluß der Tonhügelbreite, beträgt 150  $\mu$ .



PHOT. 1. — *Plagiolepis* sp.; Vergrößerung: 45  $\times$ ;  
Aufnahme: R. Nachtwey.

Die Spezies wurde vom Verfasser im August 1956 am Südufer des Gardasees gesammelt und zwar an der Ostseite jener Halbinsel, die an ihrer Spitze das Städtchen Sirmione trägt. Die Art lebt im sehr trockenen steinig-sandigen Boden und verläßt ihre Nester durch winzige Oeffnungen von ca. 1 mm Durchmesser. Auf der Suche nach Blattläusen klettern die Arbeiter auf Kräuter und Gräser. Von den *Lasius*-Arbeitern unterscheiden sie sich sofort durch ihre Kleinheit. Meine Sammelgläschen enthielten reinen 80 % tigen Aethylalkohol, der keine Verfärbung und Verdunkelung der Muskulatur hervorruft, wie sie bei Aufbewahrung in Brennschiff aufzutreten pflegt.

Die Anfertigung der Total-Dauerpräparate erfolgte nach dem üblichen Verfahren. Die Objekte wurden über 96 %igen in absoluten Aethylalkohol übergeführt, in dem sie bis zur totalen Entwässerung wenigstens 24 Stunden verblieben. Ueber das Zwischenmedium Xylol erfolgte die Einbettung in Xylol-Kanadabalsam. Die schöne, glasklare Durchsichtigkeit der winzigen Objekte in den Totalpräparaten gestattete auch eine Untersuchung von feinen Einzelheiten der Konstruktion des Organes und ihre photographische Aufnahme. Dabei wurden starke Trockensysteme mit 60facher Eigenvergrößerung oder auch eine Zeiß-Oelimmersion 1/12 verwendet. Es wurden nur Arbeiter untersucht.

## 2° Das Wirkungsprinzip des Ultraschallorgans (Fig. 1).

Der Apparat ist an der hinteren Fläche des Epinotums entwickelt und in seinen wesentlichen Teilen (Tonerreger und Tonfenster) bei *Plagiolepis*, *Leptothorax* und *Solenopsis* schon bei 100facher Vergrößerung deutlich zu erkennen. Am hinteren Ende des Thorax liegt in einem Ausschnitt des Chitinpanzers, dem „Erregerfenster“, ein unpaares, chitinales Hartgebilde, der „Tonerreger“ (*concitor vocis*, cv). Ihm ist ein bestimmtes, deutlich abgegrenztes und gekennzeichnetes Feld des Petiolus zugeordnet („Erregerfeld“, „Stielchenfeld“, *regio concitoris*, rc). Durch Reibung auf winzigen Chitinhöckern dieses Feldes wird der Tonerreger in Ultraschwingungen versetzt. Da nun der „Erreger“ mit seinem vorderen Ende an einer zarten, im „Erregerfenster“ ausgespannten Membran befestigt ist, so werden seine Schwingungen auf die im Innern des Thorax liegende „Tonkammer“ (*spatium sonans*, ss) übertragen. Dieser geschlossene Raum wird vom Tracheensystem mit Luft versorgt und ist dreiteilig. Von seinem medianen, unmittelbar hinter dem Erregerfenster gelegenen Teile (*spatium centrale*, sc) werden die vom Tonerreger ausgelösten Luftschwingungen jederseits durch einen „Tonkammerkanal“ (*canalis spatii sonantis*, css) auf einen äußerst lateral gelegenen und nach hinten vorgeschobenen Luftraum übertragen, der nach oben hin von einer relativ umfangreichen, äußerst zarten Membran („Tonmembran“, *membrana sonans*, ms) verschlossen wird. Diese feine Membran überträgt die Luftschwingungen der Tonkammer auf die Außenwelt. Da ihr Rand als eine deutlich verdickte Chitin-

leiste entwickelt ist, so erscheint die Membran jederseits als ein scharf umgrenztes „Tonfenster“ (*fenestra sonans*, fs). Unter jedem der beiden Tonfenster ist der laterale Raum der Tonkammer (*spatium subfenestrale*, sf) gelegen. Phot. 3 und 4 zeigen deutlich, daß bei der vorliegenden Plagioplepisart die beiden Tonfenster über die hintere Fläche des Epinotums hinausragen. Ueber der Einlenkungsstelle der Hinterhüften sind hügelartige Vorwölbungen entwickelt, die den hinteren Teil der Tonfenster auf

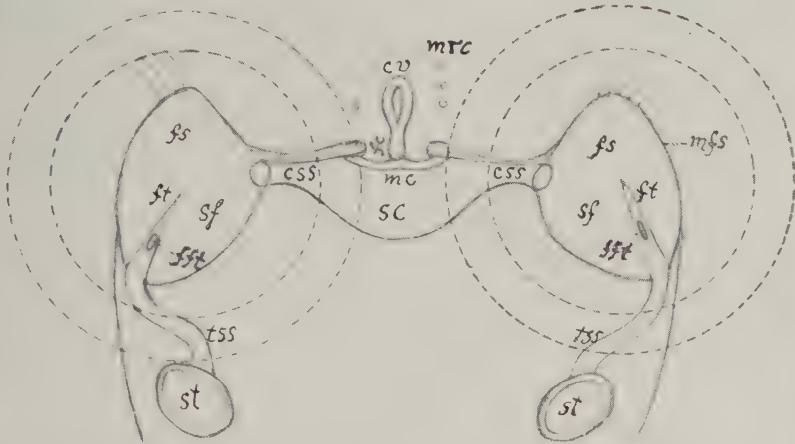


FIG. 1. — Das Wirkungsprinzip des Ultraschallorgans (Schema). Die Kreise deuten die Ultraschallwellen an.

css, Tonkammerkanal; cv, Tonerreger; fc, Erregerfenster; fft, Spalt des Tracheenröhrchens; fs, Tonfenster; ft, Tracheenröhrchen; mc, Erregermembran; mfs, Tonfensterrahmen; mrc, Rand des Erregerfeldes; sc, Zentraler Raum der Tonkammer; sf, Tonfensterraum; st, Stigma des Epinotums; tss, Tonkammertrachee.

Vergrößerung: 460 ×; gezeichnet R. Nachtwey.

ihrer dorsalen Fläche tragen. Man kann sie sinngemäß als „Tonhügel“ bezeichnen (*colles sonantes*, cs).

Die luftgefüllte Tonkammer ist phylogenetisch sicherlich als Tracheenblase aufzufassen. Am äußersten, vorderen lateralen Winkel jedes Tonfensters mündet ein Tracheenast in die Tonkammer (*trachea spatii sonantis*, tss). Die Luft kann jedoch nicht frei aus dem Tracheen-System in den subfenestralen Raum der Tonkammer einströmen, sie muß vielmehr eine Art Ventil durchströmen. Der Einmündungsstelle der *trachea spatii sonantis* ist nämlich jederseits als Einströmungsdüse ein zartes, konisches Röhrchen aufgesetzt, das in den subfenestralen Raum hineinragt (*fistula tracheae*, ft). Es trägt einen schmalen Spalt in seiner Wandung, durch den die Luft in die Tonkammer einströmen kann (*fissura fistulae tracheae*, fft). Spätere histologische Untersuchungen an Mikrotomschnitten könnten darüber Aufschluß geben, ob dieser Spalt durch kontraktile Fasern der Düsenwandung ver-

schließbar ist. Aber auch wenn dies nicht der Fall sein sollte, so würde der winzige Düsenspalt sehr wohl die unter erheblichem Druck stehende Luft aus den Tracheen einströmen lassen, aber er würde verhindern, daß die vom Tonerreger in der Tonkammer ausgelösten Luftschwingungen sich in das Tracheensystem ausbreiten. Die relativ großen, äußerst zarten Membranen der Tonfenster werden zweifellos in lebhafteste Schwingungen geraten und kräftige Ultraschallschwingungen der Außenluft hervorrufen.

### 3° Die einzelnen Teile des Ultraschallorgans bei der vorliegenden *Plagiolepis*-Art.

1° DER TONERREGER (*concitor vocis*, cv, Figur 1 und 2, Phot. 2, 3, 4, 5). — Das schon bei 50facher Vergrößerung erkennbare Chitinkörperchen

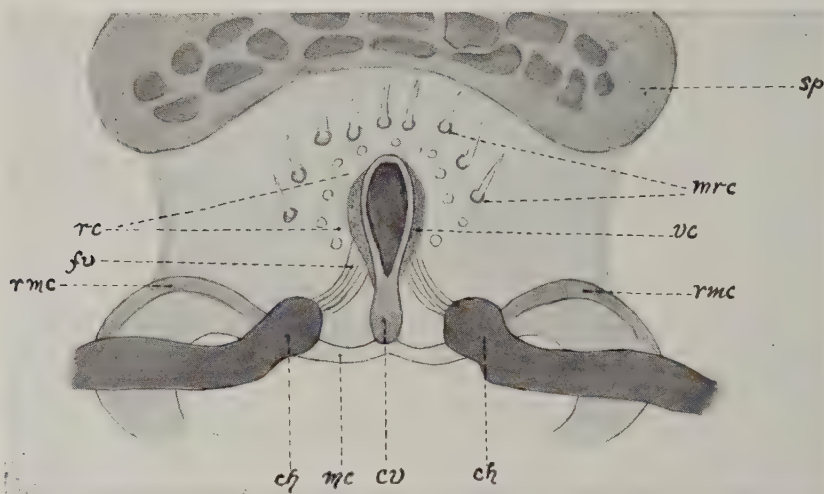


FIG. 2. — Die anatomischen Verhältnisse am Erregerfenster.

ch, Chitinpanzer (obere optische Ebene); mc, Erregermembran (untere optische Ebene).

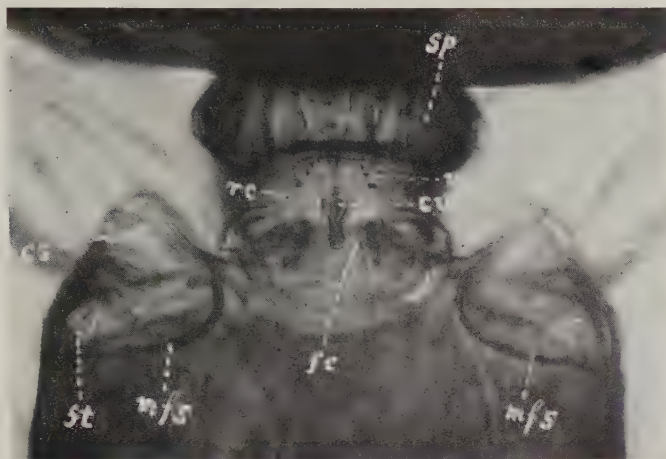
In der oberen Ebene ist die Erregermembran nicht gezeichnet; cv, Tonerreger; fv, Fasern der Hülle des Tonerregers; mc, Erregermembran; mrc, Rand des Tonerregerfeldes; rc, Feld des Tonerregers; rmc, Erregermembran-Halter; sp, Stielchenschuppe; vc, Hülle des Tonerregers.

Vergrößerung 1 400 ×; gezeichnet R. Nachtwey.

hat eine Länge von ca 17  $\mu$  und in seinem hinteren, dem „Stielchenfeld“ aufliegenden Teile („Kopf“) eine Breite von 7  $\mu$ . Der Kopf trägt im Innern einen schmalen Hohlraum und außen eine Hülle (*velamentum concitoris*, vc). Diese Erregerhülle umgibt nur dorsal den Kopf des winzigen Gebildes, während an der Ventralseite des Tonerregers sein chitiner Hartteil unmittelbar auf dem Stielchenfelde ruht. Nach vorne, zum Erregerfenster hin, ist die Hülle mit feinen Fasern am Chitinrande des Fensters befestigt (Fig. 2). Die Untersuchung mittels Oelimmersion macht die zarten Gebilde

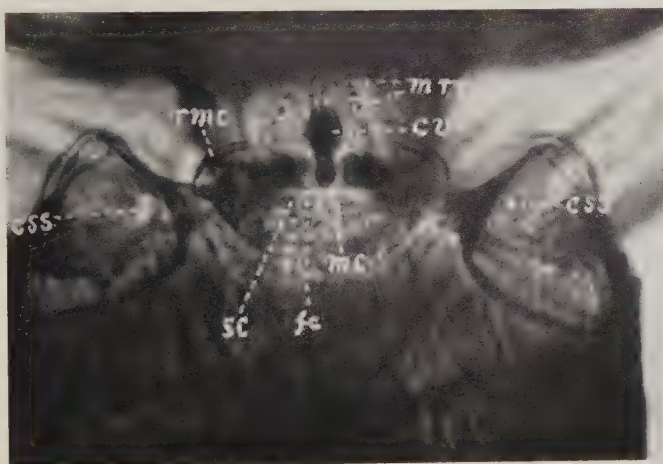


deutlich. Eine histologische Untersuchung vermöchte vielleicht zu erweisen, daß diese Fasern des Erregervelamentums kontraktile sind. Sollte das



PHOT. 2. — Ultraschallorgan von Plagiolepis sp.

*cv*, Tonerreger ; *cs*, Tonhügel ; *fc*, Erregerfenster ; *ft*, Tracheenröhrchen ; *mfs*, Tonfensterrahmen ; *mrc*, Rand des Tonerregerfeldes ; *rc*, Tonerregerfeld ; *sp*, Stielchenschuppe.  
Vergrößerung : 500  $\times$  ; Aufnahme : R. Nachtwey.



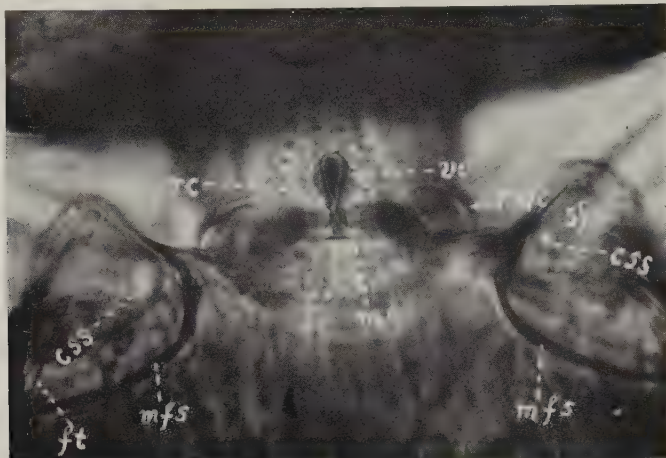
PHOT. 3. — Ultraschallorgan von Plagiolepis.

*cv*, Tonerreger ; *css*, Tonkammerkanal ; *fc*, Erregerfenster ; *mc*, Erregermembran ; *mrc*, Rand des Tonerregerfeldes ; *rnc*, Erregermembranhalter ; *sc*, Zentraler Raum der Tonkammer ; *sf*, Tonfensterraum.

Vergrößerung : 540  $\times$  ; Aufnahme : R. Nachtwey

zutreffen, so könnte der Erreger auch durch spontane Kontraktionen dieser Aufhängefasern in Schwingungen versetzt werden, bedürfte dann also nicht unbedingt einer Reibung auf dem Stielchenfelde. Daß das

Velamentum nicht aus Chitin besteht, geht aus seiner körnigen, nicht lichtbrechenden Beschaffenheit hervor.

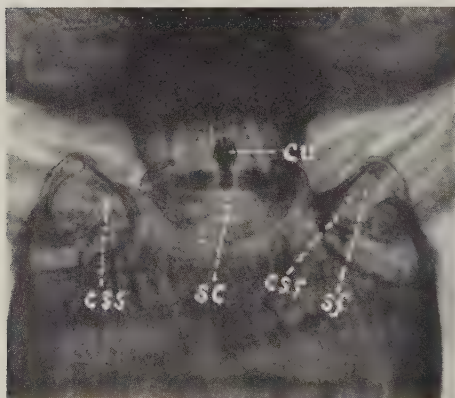


PHOT. 4. — Ultraschallorgan von *Plagiolipsis*.

css, Tonkammerkanal; ft, Tracheenröhrchen; mc, Erregermembran; mfs, Tonfensterrahmen; rc, Feld des Tonerregers; rmc, Erregermembranhalter; sf, Tonfensterraum; vc, Hülle des Tonerregers.

Vergrößerung: 600  $\times$ ; Aufnahme: R. Nachtwey.

2<sup>o</sup> DAS ERREGERFELD ODER STIELCHENFELD (*regio concitoris*, rc, Fig. 2, Phot. 2, 3, 4, 5). Es ist ein deutlich umrissenes Feld der Stielchen-



PHOT. 5. — Schallorgan von *Plagiolipsis*.

cu, Tonergerger; css, Tonkammerkanal; sc, Zentraler Raum der Tonkammer; sf, Tonfensterraum.

Vergrößerung: 350  $\times$ ; Aufnahme: R. Nachtwey.

oberfläche. An seinem hinteren Rande trägt es fast halbkreisförmig angeordnete lange, transparente, stark lichtbrechende Chitinborsten, deren Sockeln in gewissen optischen Ebenen als dunkle Punkte erscheinen (Phot. 2-5). Wahrscheinlich handelt es sich um Sinnesborsten. Erst bei starker Vergrößerung erscheinen auf der Fläche des Erregerfeldes sehr zarte Höckerchen, die durch Lichtbrechung hell schimmern (Phot. 3 u. 4). Diese warzenartigen, im Lichtmikroskop an der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Gebilde werden es vor allem sein, die den Tonergerger in Ultraschwingungen versetzen, sobald er über das Feld gleitet.

Bewegungen des Abdomens und Stielchens würden eine solche Reibung des Erregers auslösen. Es besteht aber die Möglichkeit, daß die Vela-

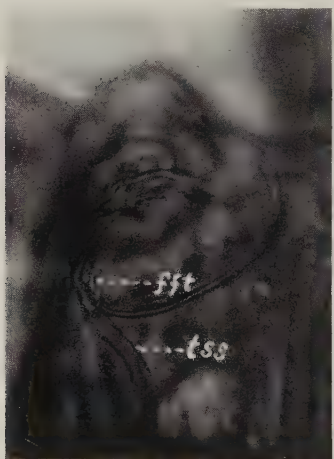
mentumfasern wie schon gesagt wurde, kontraktile sind und den Erregerkopf zeitweilig vom Stielchenfelde abheben und damit außer Funktion setzen. Ein sehr starker Schwingungsimpuls könnte dem Tonerreger auch dadurch gegeben werden, daß er mit seinem Kopfe gegen die großen Randborsten des Erregerfeldes stößt oder an ihnen entlanggleitet. Auffällig ist auch die durch flache, eingesenkte Felder wabenartig strukturierte Vorderfläche der Stielchenschuppe (Fig. 2). Es ist also anzunehmen, daß sehr verschiedenartige, gröbere und feinere Schwingungen am Tonerreger induziert werden können.

3° DIE ERREGERMEMBRAN (*membrana concitoris*, mc, Fig. 2, Phot. 4). — Die Membran ist im Erregerfenster ausgespannt und in ihrem ventralen Teile mit dem Stielchen des Tonerregers fest verwachsen. Das Erregerfenster (*fenestra concitoris*, fc) ist als eine deutliche Lücke im Chitinpanzer schon bei schwacher Vergrößerung zu erkennen (Phot. 2, 3, 4, 5). Die Existenz dieses Fensters beweist schon, daß die Schwingungen des Tonerregers in den Innenraum des Thorax übertragen werden. Von dorsal betrachtet erscheint das Fenster als ein scharf begrenzter Ausschnitt des Panzers von 17  $\mu$  Breite. Sofort kenntlich wird es durch das Fehlen der braunen Chitinfarbe (Phot. 3 und 4). Statt dessen erscheint als eine Art „Fensterscheibe“ die hellgrau schimmernde Erregermembran. Im dorsalen Teile des Fensters entspricht ihre Dicke der des Panzers (ca 7  $\mu$ , Phot. 5). Nach ventral hin aber nimmt die Stärke der Membran schnell ab und an ihrer Verwachungsstelle mit dem Tonerreger hat sie nur eine Dicke von 2  $\mu$ . Wie das Photo 4 erkennen läßt, erscheint sie in diesem ventralen Teile homogen und lichtbrechend. Es läßt sich nachweisen, daß die Erregermembran jederseits von einer geschwungenen, in Richtung zum Abdomen konvex gewölbten Chitinspange getragen wird (Fig. 2, Photo 2–5). Besonders die Figur 2 soll diese morphologischen Verhältnisse zeigen. Die Chitinspangen liegen der dorsalen Stielchenfläche beiderseits als schmale Wülste auf. An beiden Seiten umgreift dieser Wulst das Stielchen nach ventral hin und wird so zum ventralen Gelenkwulst des Thorax. Da die beiden auffallenden Chitinspangen an der Dorsalseite des Stielchens in ihrem medianen Teile die Erregermembran tragen, da sie in diese zweifellos chitinige Membran ohne erkennbare Grenze übergehen, so seien sie als *retinacula membranae concitoris*, rmc, „Erregermembranhalter“ bezeichnet.

4° DIE TONKAMMER (*spatium sonans*, Phot. 3 und 4, css, sc, 5f). Sie ist ein luftgefüllter, durch zwei Ventile an das Tracheennetz angeschlossener Raum, der die von der Erregermembran induzierten Schwingungsimpulse an die beiden Tonfenster weiterleitet. Die beiden lateralen Teile der Tonkammer, die *spatia subfenestralia*, liegen unmittelbar unter der zarten Membran der Tonfenster. Sie erscheinen scharf umgrenzt in Photo 3 bis 5 in ihrem hinteren Teile (sf), da sie dort im Tonhügel nach unten abbiegen und deshalb in den Aufnahmen ihren Querschnitt präsentieren. In diesen



hinteren Abschnitt der subfenestralen Räume mündet auch jederseits der Luftkanal, der sie mit dem medianen Teile der Tonkammer, dem spatium centrale, verbindet. Die Kanalmündungen verraten sich in den Photos 3 bis 5 durch die scharf umgrenzten hellen Stellen, die auch in ganz verschiedenen optischen Ebenen erscheinen. Bei langer Belichtung mit starkem Grünfilter treten sie besonders gut hervor. Die verschiedene Größe dieser hellerschimmernden Lumina der Kanäle erklärt sich aus einer asymmetrischen Lage des Objekts. Wenn die Ameise genügend aufgehell ist, so kann



PHOT. 6. — Tonfenster von Plagiolepis.

fft, Spalt des Tracheenröhrchens;  
tss, Zuführende Trachee der Tonkammer.

Vergrößerung : 600  $\times$  ; Aufnahme : R. Nachtwey.

man den Verlauf der Tonkammerkanäle (*canales spatii sonantis*) ganz ventral, unmittelbar an der hinteren Thoraxwand verfolgen. Sie machen ganz den Eindruck einer starken Trachee. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß die Tonkammer phylogenetisch aus dem Tracheensystem hervorgegangen ist. Bei der vorliegenden Plagiolepisart haben die Tonkammerkanäle eine Dicke von 6  $\mu$ . Die Stärke ihrer Wandung beträgt knapp ein Tausendstel Millimeter. Auch das spatium centrale kann mehr oder weniger schlauchförmig erscheinen. Seine Gestalt hängt bis zu einem gewissen Grade von dem Luftdruck ab, der in der Tonkammer herrscht.

5° DIE TONFENSTER (*fenestrae sonantes*, fs, Fig. 3 und 4, Phot. 2 bis 8). — Sie sind durch einen kräftig entwickelten Chitinrahmen scharf umgrenzte Gebilde, die jederseits auf der hinteren, dorsalen Fläche des Epinotums liegen. Bei dieser Plagiolepisart sind

sie mit ihrem hinteren Teile auf eine hügelartige Erhebung vorgeschoben („Tonhügel“, *collis sonans*, cs). Ihrer Funktion entsprechend liegen sie besonders exponiert. Die Breite eines Tonhügels beträgt 50  $\mu$ . Schon bei schwacher Vergrößerung sind sie mit ihrer transparenten Dorsalfläche sehr auffällige Gebilde (Phot. 2 bis 5). Sobald man die Tonfenster betrachtet und dabei den Tonerreger in seinem „Fenster“ bemerkt, wird die Funktion als tonerzeugender Organe sehr wahrscheinlich. Phot. 4 läßt gut erkennen, daß jedes Tonfenster mit seinem hinteren, dreieckigen Teil auf den Tonhügel vorgeschoben ist. Es besitzt noch einen anschließenden vorderen, fast rautenförmigen Teil, der dem Epinotum aufliegt. Der Fensterrahmen tritt als brauner Chitinrand immer deutlich hervor (*margo fenestrae sonantis*, mfs). Die Tonfenster sind von einer chitinen Membran überwölbt, deren Dicke höchstens den tausendsten Teil eines Millimeters beträgt (Tonmembran, *membrana sonans*, ms). Um bei einer so zarten Chitinhaut die hohe, nach außen hin leicht konvexe



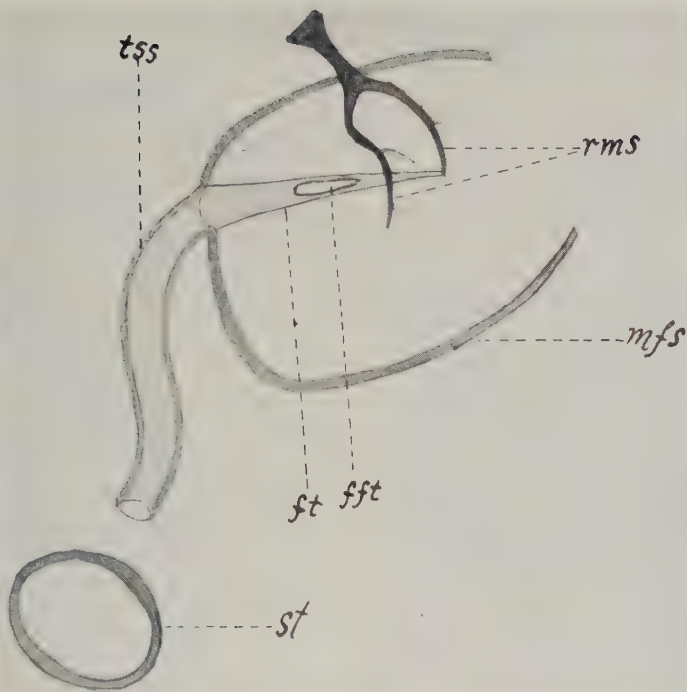


FIG. 3. — Tonfenster von dorsal gesehen.

*fft*, Spalt des Tracheenröhrchens ; *ft*, Tracheenröhrchen ; *mfs*, Tonfensterrahmen ; *rms*, Tonmembranhalter ; *st*, Stigma des Epinotums ; *tss*, Zuführende Trachee der Tonkammer.  
Vergrößerung : 1 200 × ; gezeichnet R. Nachtwey.

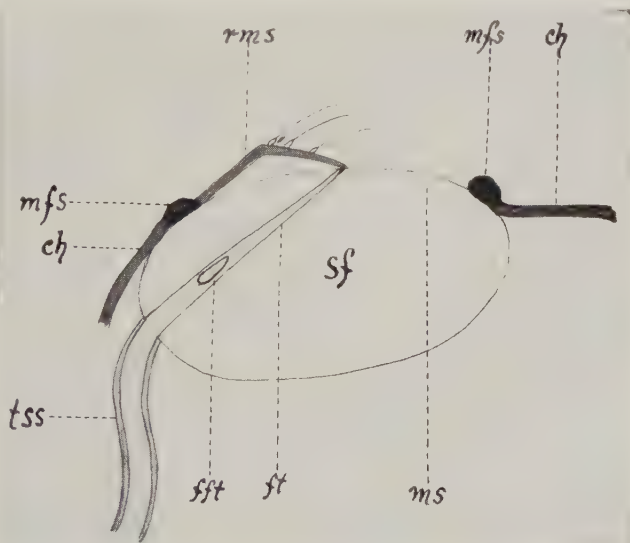


FIG. 4. — Optischer Schnitt durch den Tonfensterraum von *Plagiolepis* (schematisiert).

*ch*, Chitinpanzer ; *fft*, Spalt des Tracheenröhrchens (Einlassventil) ; *ft*, Röhrchen der Tonkammertrachee ; *mfs*, Tonfensterrahmen ; *ms*, Tonmembran ; *rms*, Tonmembranhalter ; *sf*, Subfenesträrer Raum der Tonkammer ; *tss*, Zuführende Trachee der Tonkammer.  
Vergrößerung : 1 000 × ; gezeichnet R. Nachtwey.

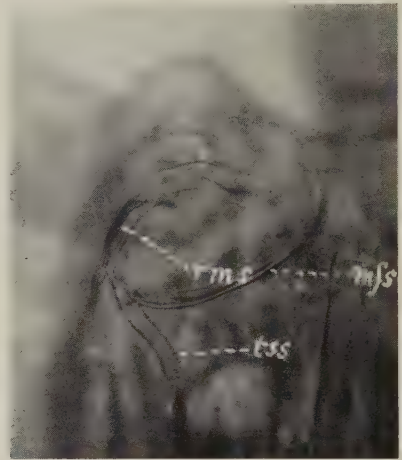
Wölbung zu erhalten, ist an jedem Tonfenster eine sinnreiche Einrichtung angebracht (Figuren 3 und 4, Phot. 8, *retinaculum membranae sonantis*, rms, Tonmembranhalter). Vom lateralen Fensterrahmen entspringt nämlich ein winziger Chitinfortsatz, der sich gabelt. Seine beiden Aeste sind als gewölbte und federnde Chitinspangen bis über die Mitte der Tonfenster geneigt und dort an ihren Spitzen mit der Membran verwachsen. Durch



PHOT. 7.

PHOT. 7. — Tonfenster von Plagiolepis.

*ft*, Röhrchen der zuführenden Trachee der Tonkammer.  
Vergrößerung : 600  $\times$  ; Aufnahme : R. Nachtwey.



PHOT. 8.

PHOT. 8. — Tonfenster von Plagiolepis.

*mfs*, Tonfensterrahmen ; *rms*, Tonmembranhalter ; *tss*, Zuführende Trachee der Tonkammer.  
Vergrößerung : 600  $\times$  ; Aufnahme : R. Nachtwey.

ihre federnde Spannung gewährleisten diese Gebilde die beständige Wölbung der zarten Membran. Jeder Tonmembranhalter trägt auf jedem seiner Aeste einige lange Borsten als schützende Tastorgane.

60 DIE TONKAMMERTRACHEE (*trachea spatii sonantis*, *tss*, Fig. 3 und 4, Phot. 6 bis 8). — In unmittelbarer Nähe des epinotalen Stigmas entspringt vom einführenden Tracheenstamm ein Luftröhrenästchen und tritt in leicht geschwungenem Verlauf unter dem vorderen, lateralen Winkel des Tonfensters in den subfenestralen Tonraum ein. Sinngemäß wird die Tonkammer also vom Tracheensystem her mit Luft gefüllt. Der Einmündung des Tracheenastes ist jederseits ein eigenartiges Ventil aufgesetzt (Fig. 3 und 4, Phot. 4, *fistula tracheae*, *ft*). Ein feines Röhrchen von konischer Form zieht von der Tracheenmündung schräg aufsteigend gegen die Wölbung der Tonmembran. Wahrscheinlich ist es mit seiner Spitze an dem einen Ast des Tonmembranhalters befestigt. Seine winzige, schlitzförmige Oeffnung ist in meinen Präparaten gut festzustellen (*fissura fistulae tra-*

*cheae*, fft). Der kleine Spalt ist in Phot. 6 als heller Fleck zwischen den dunkel erscheinenden optischen Schnitten der Röhrenwandung zu erkennen. Die den Tonraum versorgende Trachee hat eine Dicke von  $4\ \mu$ . Das Ventilröhrchen ist  $25\ \mu$  lang, sein Spalt  $7\ \mu$ . Die Luft wird vom Tracheensystem unter Druck in die Tonkammer eingeblasen, kann aber nur schwer aus diesem geschlossenen Raum entweichen. Die Möglichkeit, daß die *fissura fistulae* durch kontraktile Fasern des Röhrchens völlig verschließbar ist, wurde schon oben angedeutet.

#### 4<sup>o</sup> Zusammenfassung und Schlussbetrachtung.

1<sup>o</sup> Die Untersuchungen wurden an einer *Plagiolepis*-Art ausgeführt, die in allen morphologischen Merkmalen, die nicht das Schallorgan betreffen, der *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki entspricht. Sie besitzt am hinteren Ende des Thorax ein Organ zur Erzeugung von Ultraschall-Schwingungen. Auf einem besonderen „Erregerfelde“ des Stielchens ruht ein unpaares, chitinales Anhängsel des Thorax, der „Tonerreger“. Das Erregerfeld ist mit allerfeinsten Chitinhöckern besetzt. Sobald der Tonerreger darüber gleitet, werden an ihm Ultraschwingungen induziert. Besonders starke Schwingungsimpulse erhält er durch Anstoßen an die großen Randborsten des Erregerfeldes. Der Tonerreger überträgt alle Schwingungen seines Chitinkörpers mittels einer zarten Membran, an der er befestigt ist, auf eine im Innern des Thorax gelegene von Luft erfüllte „Tonkammer“.

2<sup>o</sup> Von der Erregermembran ausgehend pflanzen sich die Luftschwingungen in der Tonkammer jederseits durch einen Kanal bis in einen äußerst lateral am Thoraxhinterende gelegenen Luftraum fort, der von einer feinen „Tonmembran“ bedeckt ist. Dieses zarte, kaum ein  $\mu$  starke „Tonfenster“ gibt die Ultraschwingungen mit seiner relativ großen Fläche an die Außenwelt weiter. Die nach außen hin konvexe Wölbung der Tonmembran wird durch eine schmale Chitinspange, den „Tonmembranhalter“, gewährleistet.

3<sup>o</sup> Am vorderen, lateralen Winkel jedes Tonfensters tritt ein Luftröhrenast in die Tonkammer ein. Die dort einströmende Luft passiert ein „Ventil“, welches das Zurückströmen verhindert. Es besteht aus einem zarten, konischen Röhrchen von  $25\ \mu$  Länge, das seitlich mit einem feinen Schlitz versehen ist.

4<sup>o</sup> Das hier beschriebene Organ ist bei den Ameisen sicherlich verbreitet. Der Verfasser hat es in ähnlicher Weise auch bei den Gattungen *Leptothorax* und *Solenopsis* beobachtet. Es arbeitet nicht nach dem Stimmgabelprinzip, wie die bekannten Stridulations-Organen, sondern mit schwingenden Membranen, die einer Luftkammer angeschlossen sind. Sein Prinzip der Tonerzeugung entspricht daher dem des Phonographen. Der Tonerreger mit seiner Membran weckt diesen Vergleich ohne weiteres. Die histologischen Verhältnisse müssen an Mikrotomschnitten geklärt werden. Die Frage nach der phylogenetischen Entwicklung des Organes ist vielleicht

durch das vergleichende Studium seiner Ausbildung bei zahlreichen Spezies zu klären. Auch *Iridomyrmex* besitzt dieses Organ.

5° Die Existenz solcher hochentwickelten, tonerzeugenden Organe bei Ameisen zwingt uns, unsere Anschauungen über das Hörvermögen der Ameisen einer kritischen Revision zu unterziehen. Sicherlich werden die von den Tonfenstern ausgehenden Ultraschall-Schwingungen von den Ameisen auf eine gewisse Entfernung hin wahrgenommen. Der Apparat hätte sonst seinen Sinn verloren. Eingehende Versuche mit empfindlichen Mikrofonen müßten dieser Frage nachgehen. Die Anschauungen von Autrum (Lit. Verz.) erscheinen nicht mehr haltbar. Wenn es schon schwer einzusehen war, daß die Stridulationsorgane der Ameisen keine andere Funktion haben sollten, als überschüssige Nervenenergie abzureagieren, so kann eine solche Deutung der Funktion für das hier beschriebene, verwickelt gebaute, tonerzeugende Organ ganz unmöglich gegeben werden. Wenn eine Verständigung mittels verschiedenartiger Tonsignale zwischen den Angehörigen eines Ameisenvolkes nicht möglich wäre, würde ein solcher Tonapparat nicht existieren. Sicherlich wird die „Fühlersprache“ der Ameisen durch eine „Lautsprache“ ergänzt.

#### ERKLÄRUNG DER ABKÜRZUNGEN

- ch Chitinpanzer.
- cs *Collis sonans*, tönender Hügel, Tonhügel.
- css *Canalis spatii sonantis*, Tonkammerkanal.
- cv *Concitor vocis*, Tonerreger.
- fc *Fenestra concitoris*, Erregerfenster.
- fft *Fissura fistulae tracheae*, Spalt des Tracheenröhrchens.
- fs *Fenestra sonans*, tönendes Fenster, Tonfenster.
- ft *Fistula tracheae*, Röhrchen der Trachea spatii sonantis, Tracheenröhrchen.
- fv *Fibrae velamenti concitoris*, Fasern der Hülle des Tonerregers.
- mc *Membrana concitoris*, Membran am Tonerreger, Erregermembran.
- mfs *Margo fenestrae sonantis*, Tonfensterrahmen.
- mrc *Margo regionis concitoris*, Rand des Tonerregerfeldes.
- ms *Membrana sonans*, tönende Membran, Tonmembran.
- rc *Regio concitoris*, Feld des Tonerregers, Stielchenfeld.
- rnc *Retinaculum membranae concitoris*, Halter der Membran des Tonerregers, Erregermembranhalter.
- rms *Retinaculum membranae sonantis*, Halter der Tonmembran, Tonmembranhalter.
- sc *Spatium centrale*, zentraler Raum der Tonkammer.
- sf *Spatium subfenestrale*, Raum unter dem Tonfenster, Tonfensterraum.
- sp *Squama petioli*, Stielchenschuppe.
- ss *Spatium sonans*, tönender Raum, Tonkammer.
- st Stigma des Epinotums.
- tss *Trachea spatii sonantis*, Trachee für die Luftzufuhr des tönenden Raumes, Tonkammertrachee.
- vc *Velamentum concitoris*, Hülle des Tonerregers.



## LITERATUR

- ADLERZ. — Stridulationsorgan och ljudförmimmelser hos myror. Öfvers (*Svensk. Vet. Ak. Förhandl.*, **10**, 1895).
- AUTRUM. — Ueber Lautäußerungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden. I. Untersuchungen an Ameisen (*Z. vergl. Physiol.*, 1936).
- AUTRUM. — Das Stridulieren und das Hören der Ameisen. SB. (*Ges. naturf. Freunde*, 1936, S. 210-219).
- AUTRUM. — Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden (*Zool. Anzeiger*, 1936, Suppl., S. 125-134).
- EIDMANN. — Das Mitteilungsvermögen der Ameisen (*Naturwiss.*, **13**, 1925, S. 126-128).
- EIDMANN. — Die Sprache der Ameisen (*Rev. Zool. Russe*, **7**, 1927, S. 39-47).
- EMERY. — Zirpende und springende Ameisen (*Biol. Centralbl.*, **13**, 1893, S. 189-190).
- ERNST. — Ueber die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (*Jahresb. Nassau, Ver. Naturk.*, **69**, 1916, S. 37-55).
- ERNST. — Kritische Untersuchungen über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (*Arch. Ges. Psychol.*, **21**, 1914, S. 38-68).
- FOREL. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten (*Verh. 5. intern. Zool. Kongr.*, 1901).
- GETSCH. — Zusammenarbeit im Ameisenstaat (*Bremer Beitr. z. Naturwiss.*, 1936).
- GETSCH. — Verständigung und Zusammenarbeit im Ameisenstaat (*Naturf.*, **14**, 1937, S. 282-285).
- JANET. — Sur l'appareil de stridulation de *Myrmica rubra* (*Ann. Soc. Ent. France*, **63**, 1894, S. 109-117).
- KRAUSSE. — Ueber Stridulationstöne bei Ameisen (*Zool. Anz.*, **35**, 1910, S. 523-526).
- KRAUSSE. — Stridulierende Ameisen (*Z. f. wissenschaft. Insektenbiol.*, **6**, 1910, S. 148).
- KRAUSSE. — Zirplaute bei Ameisen (*Z. f. wissenschaft. Insektenbiol.*, **7**, 1911, S. 359).
- LANDOIS. — Stridulationsapparat bei Ameisen (**31**, *Gen. Vers. Naturw. Verein preuß. Rheinlande*, 1874, S. 820).
- LOMNICKI. — *Plagiolepis vindobonensis* (n. sp. *Bull. ent. Pologne*, **4**, 1925, S. 77-79).
- RÆSENER. — Stridulationsapparate bei Ameisen, speziell bei *Formicidae* (*Act. Soc. Faun. Flor. Fennic.* **40**, 1915).
- SHARP. — On stridulation in ants (*Tr. ent. Soc. London*, 1893, S. 199-213).
- STÆGER. — Ameisen als Tonkünstler (*Kosmos*, **25**, 1928, S. 98-101).
- STÆGER. — Ueber das Mitteilungsvermögen der Waldameise (*Z. wissenschaft. Insektenbiol.*, **26**, 1931, S. 125-137).
- SWINTON. — Note on the stridulation of *Myrmica ruginodis* (*Ent. Monthl. Mag.* (2). **14**, 1877-1878, S. 187-188).
- WASMANN. — Ueber Lautäußerungen von *Myrmica ruginodis* und Gehörsvermögen von *Formica rufa* (*Stimm. Maria Laach*, **50**).
- WASMANN. — Zur Frage nach dem Gehörsvermögen der Ameisen (*Biol. Zentralbl.* **11**, 1891, S. 26-27).
- WASMANN. — Lautäußerungen bei Ameisen (*Biol. Zentralbl.*, **13**, 1893, S. 39-40).
- WASMANN. — *Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere* (Freiburg, 1897, 2. Aufl., 1900).
- WASMANN. — *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen* (Stuttgart, 1908, 2. Aufl., 1909).
- WASMANN. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und die vergleichende Physiologie (*Umschau*, **13**, 1909, S. 417-419).

Anschrift des Verfassers: Deutschland (Germany),  
 Wildeshausen in Oldenburg,  
 Dr.-Klingenberg-Str. 16.



# UNTERSUCHUNGEN ZUR INSEKTIZIDEN WIRKUNG DER VERSCHIEDENEN BESTANDTEILE DES GIFTES DER KLEINEN ROTEN WALDAMEISE *FORMICA POLYCTENA* FOERST.\*

von

M. F. H. OSMAN\*\* und W. KLOFT

(Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.)

## 1° Einleitung.

Die chemische Zusammensetzung des Giftes der Roten Waldameisen aus der *Formica rufa*-Gruppe ist vor allem von STUMPER (1922—1960) in einer Reihe von Arbeiten untersucht worden. Während man zunächst nur eine 50—60 %ige wässrige Lösung reiner HCOOH als einzigen Bestandteil des Ameisengiftes festgestellt hatte, konnten in neuer Zeit von STUMPER (1959 a, b) bisher unbekannte Begleitstoffe im Ameisensäuresekret festgestellt werden, deren Gesamtmenge mit 3—4 % angegeben wird, und die zum größeren Teil einem neuen organischen, vermutlich terpenoiden Duftstoff zugeschrieben werden; gleichzeitig sind mineralische Begleitstoffe enthalten. Eigene Analysen (OSMAN und BRANDER, 1961) ergaben zudem weitere Begleitsubstanzen. Obwohl das Giftsekret der Roten Waldameisen ein hervorragendes Kampfmittel darstellt, dem diese Arten ihre biologische Vormachtstellung und ihre waldhygienische Verwendung verdanken (GÖßWALD, 1951), ist bisher nur wenig über die eigentliche Giftwirkung des Sekretes auf Insekten gearbeitet worden. Von FOREL (1878), STUMPER (1950, 1960), WELLENSTEIN (1954), PAVAN (1958, 1959) und OTTO (1960) liegen Arbeiten über die natürliche Applikationsweise des Giftes und seine insektenschädigende Wirkung vor, wobei von OTTO histopathologische Befunde mitgeteilt werden. Im Gegensatz zur umfassenden Bearbeitung der insektiziden Wirkungsweise der von PAVAN und Mitarbeitern isolierten Wirkstoffe aus Ameisen (insbesondere Iridomyrmecin und Dendrolasin) und anderen Insekten (PAVAN, 1950—1959; PAVAN und RONCHETTI, 1955; PAVAN und TRAVE, 1958; RONCHETTI, 1958), aus Feuerameisen durch BLUM, WALKER, CALLAHAN und NOVAK (1958), fehlen aber entsprechende genauere Untersuchungen

\* Herrn Professor Dr. F. PAX zum 75. Geburtstag gewidmet.

\*\* Lecturer in Entomology, Faculty of Science, University of Cairo.

über das Waldameisengift noch weitgehend, während wir über dessen antibiotische (PAVAN, 1949 ; PAVAN und NASCIMBENE, 1949 ; VALCURONE und BAGGINI, 1957) sowie pharmakologische (BOESE, 1951 ; OTTO, 1960) Wirkung besser informiert sind. Zweck der vorliegenden Untersuchung war es daher, unter Verwendung verschiedener Versuchsinsekten die insektizide Wirkung des nativen Ameisengiftes im Vergleich zu chemisch reiner Ameisensäure entsprechender Konzentration auszutesten und dabei den Versuch einer getrennten Untersuchung des wässrigen Sekretes sowie des Trockenrückstandes durchzuführen.

## 2° Untersuchungen zur insektiziden Wirkung des Ameisengiftes.

a. GEWINNUNG DES GIFTSEKRETES. — Für die Untersuchungen wurden ♂♂ von *F. polyctena* Först. herangezogen, die im November-Dezember

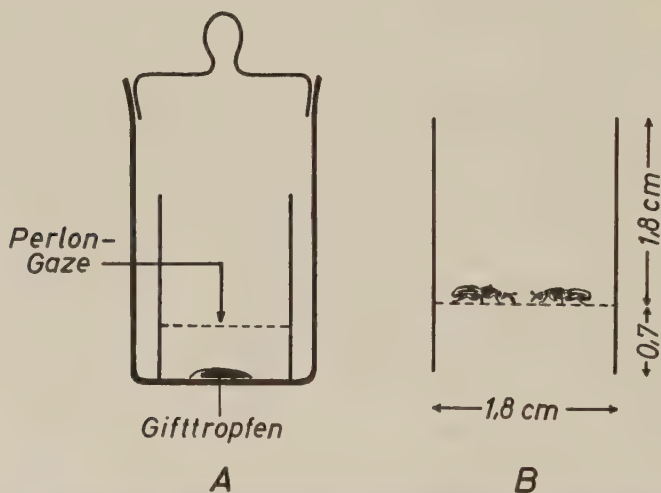


ABB. 1. — A, Wägeläschen mit eingesetztem Glasring zur Exposition der Versuchstiere in der Gasphase des zu testenden Giftes ; B, Einsatz vergrößert mit Versuchsinsekten auf der Perlon-Gaze.

1959-1960 aus dem Freiland eingebracht worden waren. Zur Giftgewinnung wurden die Tiere jeweils mit  $\text{CO}_2$  anaesthetisiert, die Giftblase wurde mit Hilfe sehr spitzer Pinzetten herauspräpariert und das Gift mit einer ganz feinen Kapillare abgesogen\*. Bei der direkten Verwendung nativen Sekretes im Versuch wurde die Kapillare mit der aufgesaugten Giftflüssigkeit sofort auf einer hochempfindlichen Mettler-Analysenwaage auf das Genaueste gewogen, ihr Inhalt dann in das Versuchsgefäß (vgl. Abb. 1) geblasen und die Kapillare danach sofort zurückgewogen. Die Differenz

(\*) Wir danken unserem Mitarbeiter S. SAUERLAENDER für seine Hinweise und Mithilfe bei der Ausführung dieser Methode.



zwischen den beiden Wägungen entsprach der pro Versuch verwendeten Menge an nativer Giftflüssigkeit. In jedem Falle wurde die Giftblase nahezu vollständig entleert. Die gewinnbare Giftmenge schwankte bei den einzelnen Individuen. In einigen Fällen, vor allem wenn die Tiere sehr erregt waren, ließ sich kaum Gift gewinnen, jedoch konnten vielfach Mengen von 2 mg von einem Individuum aufgesogen werden. Sofern nicht das Sekret einzelner Tiere verwendet werden sollte, wurde die aus vielen Ameisen präparatorisch gewonnene Giftblasenflüssigkeit in einer größeren Kapillare gesammelt, die zugeschmolzen und für längere Zeit im Kühlschrank aufbewahrt werden konnte, ohne daß Veränderungen ihres Inhaltes feststellbar waren.

b. DIE WIRKUNG DES AMEISENGIFTES IN DER GASPHASE. — Reine Ameisensäure hat einen Siedepunkt von 100,5° C. Wegen ihres raschen Verdampfens ist es kaum möglich, in offenen Versuchsanordnungen ihre insektizide Wirkung in reproduzierbarer Weise auszutesten. Die Versuche wurden daher in gasdicht verschließbaren Wägegläsern von 15—18,5 ml Rauminhalt durchgeführt. Da auch die Kontaktwirkung des Sekretes bzw. von wässrigen Lösungen reiner Ameisensäure von vielen, nicht leicht reproduzierbaren Faktoren (Verdampfungsgeschwindigkeit, unterschiedliche Bewegungsaktivität, unterschiedliche Benetzbarkeit und damit „Verätzung“ der Kuticula) beeinflussbar ist, wurde sie ausgeschaltet. Wie Abb. 1 zeigt, befanden sich die Tiere auf Perlongaze, die mit Wasserglas-Talkum-Kitt zwischen zwei Glasringen montiert war. Der in seinem Gewicht durch die Rückwägung der Kapillare jeweils genau bestimmbare Gifftropfen wurde auf den Boden des Gefäßes geblasen, der Ring mit den Versuchsinsekten darüber gestellt und das Gefäß sofort verschlossen. Bei der konstanten Versuchstemperatur von 27° C (alle Versuche wurden in einem Thermostaten durchgeführt) war das wässrige Sekret innerhalb ganz kurzer Zeit völlig verdampft, sodaß die Versuchstiere der Gasphase gleichmäßig ausgesetzt waren. Die Konzentration des Ameisengiftes wurde jeweils in mg/cm<sup>3</sup> berechnet. Allerdings läßt sich bei dieser Versuchsanordnung die Wirkung des nativen Sekretes nicht ausschließlich auf die Ameisensäure zurückführen, da ja auch der nach STUMPER (1959) vorhandene organische terpenoide Rückstand stark duftet und somit, wenngleich nur schwach, verdampfen kann.

Als Versuchsinsekten wurden Altlarven der Termiten *Kaloterme flavicollis* Fabr., Imagines des Kornkäfers *Calandra granaria* L. sowie aptere imaginale Weibchen der Aphide *Megoura viciae* Buckt. aus den Institutszuchten verwendet. Die nachstehende Tabelle gibt Aufschluß über die Aufzucht der Versuchsinsekten und ihre Zahl pro Versuch sowie die Expositionszeit.

Die Termiten und Kornkäfer wurden jeweils vor dem Test 24 h lang an die Versuchstemperatur von 27° C angepaßt. Nach Ende der Gift-Exposition wurden die Tiere in ihr normales Zuchtmilieu (die Blattläuse auf ihre Pflanze) zurückverbracht, die Mortalität wurde dann nach 24 h

TABELLE 1. — ANGABEN ÜBER DIE VERWENDETEN TESTINSEKTEN.

INSEKTEN.	ZUCHTMEDIUM.	DURCH- SCHNITTSGEWICHT PRO INDIV. IN mg.	ZAHL DER TESTTIERE PRO VERSUCH.	EXPOSITIONS- ZEIT IN STUNDEN.
<i>Kalotermea flavicollis</i> Fabr.	Ailanthus-Holz.	9,0-11,5	10 resp. 20	24
<i>Calandra granaria</i> L.	Weizen.	2,9-3,3	20	24
<i>Megoura viciae</i> Buckt.	<i>Vicia faba</i> .	2,6-4,0	5	0,5-1,5

noch einmal registriert, um auch Spätfolgen erfassen zu können.

Die Symptome der Vergiftung in der Dampfphase des Ameisengiftes verlaufen prinzipiell gleichartig wie bei der Applikation eines synthetischen Insektizids. Man beobachtet zunächst eine typische Exzitationsphase, die ersten Lähmungen treten danach an den Tarsen auf, die nach innen einknicken. Im weiteren Verlauf der Begiftung kommt es zu unkoordiniertem Laufen, zum Nachschleppen einzelner Extremitäten, meist zuerst des hinteren Beinpaars. Darauf folgt vorübergehendes Umkippen in Seitenlage, später Rückenlage mit noch anhaltenden, allmählich nachlassenden und zuletzt ausbleibenden Bewegungen der Extremitäten und Antennen. Bei der Auswertung der Begiftungsversuche zeigte sich, daß die Mortalität der Testinsekten trotz Verwendung einheitlich gemischten Giftes, relativ stark in den verschiedenen Versuchen streute, die möglichen Ursachen hierfür werden am Ende des Kapitels diskutiert. Um dennoch die Versuchsergebnisse übersichtlich darstellen zu können, wurde in Tabelle 2 der Grad der Giftwirkung in nachstehenden 3 Gruppen zusammengefaßt: 1° 100 % Mortalität; 2° 99—40 % Mortalität; 3° Mortalität < 40 % bzw. keine Mortalität. In den jeweils mitlaufenden Kontrollversuchen betrug die Mortalität bis 20 % in 24 Stunden.

Aus der Tabelle geht deutlich hervor, daß die *Kalotermea*-Larven gegenüber der Dampfphase des Ameisengiftes anfälliger sind als die Imagines von *C. granaria*. Dosierungen, welche bei den Termiten 100 % Mortalität bewirkten, verursachten beim Kornkäfer nur 40—99 % Ausfälle. Auch sehr niedrige Konzentrationen von nur 0,02 mg/cm<sup>3</sup> waren bei den Termiten noch wirksam, während bei *Calandra* die untere Schwelle eine Zehnerpotenz höher lag. Noch empfindlicher waren ungeflügelte Virgines der Blattlaus *Megoura viciae*, bei denen Konzentrationen innerhalb einer Stunde zu 100 % Mortalität führten, die noch etwas niedriger lagen, als

TABELLE 2. — WIRKUNG EINER 24STÜNDIGEN EXPOSITION VON TERMITENLARVEN UND IMAGINES VON *Calandra granaria* IN DER DAMPFPHASE NATIVEN AMEISENGIFTES.

	DOSIS IN mg/cm <sup>3</sup> ZUR ERZIELUNG VON			Versuchstiere.
	100 % Mortalität.	99—40 % Mortalität.	< 40 % Mortalität bzw. keine Wirkung.	
<i>K. flavicollis</i> .	0,48-0,13	0,18-0,03	0,10-0,02	700
<i>C. granaria</i> .	0,50-0,29	0,35-0,17	0,22-0,16	360

die Giftmengen, welche 100 %-ige Abtötung von Termiten nach 24 h Expositionsdauer bewirkten. Eine Ausdehnung der Versuchszeit auf 24 h erwies sich bei den Blattläusen als unzumutbar, eine vergleichsweise Ermittlung der unteren Wirksamkeitsschwelle für diese Expositionsdauer konnte daher nicht durchgeführt werden.

TABELLE 3. — WIRKUNG VON NATIVEM AMEISENGIFT IN DER DAMPFPHASE AUF APTERE VIRGINES VON *Megoura viciae* BEI VERSCHIEDENER DOSIERUNG UND UNTERSCHIEDLICHER EXPOSITIONSZEIT.

Dosis. (mg/cm <sup>3</sup> )	EXPOSITIONSZEIT. (min)	MORTALITÄT. (%)
0,22-0,16	60	100
0,13-0,11	30, 60, 90	100
0,10	60, 90	100
0,10	30	90
0,09-0,08	60	50
0,07	60	0

Es ist aber dennoch deutlich daß die Geschwindigkeit der insektiziden Wirkung des in der Dampfphase angewandten Ameisengiftes von der

Kutikulardicke abhängt, da die stark gepanzerten Käfer die geringste, die ganz besonders zarten Blattläuse die größte Sensibilität zeigen. Nach OTTO (1960) dringt *Formica*-Gift, welches ohne Verletzung von außen aufgebracht wird, durch die Kutikula ein und verändert diese sowie die darunter liegenden Gewebe. Die Kutikulardicke muß daher auch bei Applikation in der Dampfphase von entscheidender Bedeutung sein. Daneben dürfte jedoch auch die Kutikularzusammensetzung und die individuell schwankende Dicke der einzelnen Schichten, insbesondere der Epicutikula eine Rolle spielen. Wie PRANTER und LÜDICKE (1960) bei ihren Untersuchungen über die Permeabilität der Kutikula und die Bedeutung ihrer einzelnen Schichten beim Eintritt von Insektiziden herausgestellt haben, ist die Kutikula im wesentlichen ein Zweiphasen-System von Wachsen (Epikutikula) und stark wasserdurchlässigen Schichten (Exo- und Endokutikula). Die wohl vorzugsweise im Ameisengift wirksame HCOOH ist als niedrigste Fettsäure — wenngleich nur wenig — lipophil und dürfte auch durch die intakte äußere hydrophobe Lipoidlage der Epikutikula hindurchwandern können. Der innere hydrophile Protein-Chitinkomplex wird für die sehr viel stärker wasserlösliche HCOOH kaum eine wirksame Eindringungsschranke darstellen können, die sie vermutlich sehr rasch hindurchwandern kann. Vielleicht läßt sich allein von der Kutikula her die auffällig große Streuung der Mortalität in den einzelnen Versuchsgruppen erklären, da ja die Dicke der Epikutikular-Zusammensetzung sehr stark individuell schwanken kann und bei den Termiten z. B. besonders vom individuellen Häutungsalter abhängig sein muß. Daneben kann damit gerechnet werden, daß Schwankungen in der physiologischen Reaktionslage der Tiere die Streuung mit beeinflussen, wie Pufferungskapazität, Fähigkeit zum Abbau der HCOOH sowie ev. die individuelle Transpirationsgröße, da ja möglicherweise der Wasserhaushalt durch die geschädigte Kutikula (vgl. OTTO) das Absterben wesentlich verursacht.

Trotz Verwendung von in Kapillaren eingeschmolzenem und gut gemischtem Gift vieler Ameisen war die Streuung der Wirksamkeit (vgl. Tabelle 2) ziemlich groß. Noch stärker schwankte die Beziehung zwischen Dosis und Mortalität in solchen Versuchen, bei denen das Gift für jeden Test von einigen wenigen Ameisen (2—3 ♀♂) jeweils frisch gewonnen wurde. Dies könnte ev. durch die Angaben von STUMPER zur Konzentration der Ameisensäure erklärt werden, nach denen der Gehalt des Giftes von *F. rufa*\* an Ameisensäure zwischen 21—72 % schwankt. Nach eigenen titrimetrischen und gravimetrischen Untersuchungen bei Sommer- und Wintertieren von *F. polyctena* Först. ergab sich übereinstimmend nach beiden Methoden 62—64 % Ameisensäure (OSMAN und BRANDER, 1961).

(\*) Die Angabe *F. rufa* bezieht sich auf eine Zeit (1922), in welcher die heutige systematische Differenzierung der *F. rufa*-Gruppe noch nicht bekannt war. Es scheinen jedoch keine wesentlichen artlichen Unterschiede in der Ameisensäure-Konzentration zu bestehen (vgl. OSMAN und BRANDER, 1961).



TABELLE 4. — VERGLEICHVERSUCH ZUR PRÜFUNG DER INSEKTIZIDEN WIRKUNG 50 %IGER SYNTHETISCHER HCOOH IN DER DAMPFPHASE AUF *Kalotermes*-ALTARVEN.

Dosis. (mg/cm <sup>3</sup> )	EXPOSITIONSZEIT. (h)	MORTALITÄT. (%)
0,36	24	100
0,29	24	100
0,24	24	73
0,19	24	27
0,17	24	7
KONTROLLE.	24	5-10

Da nach den Angaben von STUMPER der durchschnittliche Säuregehalt etwa mit 50 % angenommen werden kann, wurde an *Kalotermes*-Altlarven zum Vergleich mit dem nativen Gift unter Verwendung der geschilderten Methodik der insektizide Effekt 50 %iger, reiner synthetischer HCOOH in der Dampfphase ausgetestet (Tabelle 4).

Das Ergebnis dieser Versuche zeigt, daß die insektizide Wirkung reiner 50 %iger HCOOH in einem ähnlichen Dosisbereich liegt wie der Effekt nativen Ameisengiftes. Daß das native Ameisengift dennoch etwas wirksamer war, kann einerseits damit zusammenhängen, daß hier die HCOOH-Konzentration nach den erwähnten Untersuchungen von OSMAN und BRANDER höher lag (62—64 %), könnte andererseits aber auch durch die anderen Inhaltsstoffe des Giftes bedingt sein. Auf diese Frage wird im folgenden Kapitel eingegangen.

c. PRÜFUNG DER BEGLEITSUBSTANZEN DES AMEISENGIFTSEKRETES AUF INSEKTIZIDE WIRKUNG. — Beim Eintrocknen des Giftes (bei Zimmertemperatur im Vakuum) verblieb ein Rückstand von 2,3—4,6 % Trockensubstanz, mit charakteristischem Geruch. STUMPER (1959) erhielt einen Rückstand von 3,6-4,0 %, wenn er das Gift an der Luft oder bei 100° C trocknete. Nach dem genannten Autor soll der Rückstand eine bisher noch nicht genauer analysierte Substanz von terpenoidem Charakter sein, die vorläufig als Formicein bezeichnet wurde. Inzwischen erhielten wir (OSMAN und BRANDER, 1961) bei Analysen des Giftes von *F. polycetena* Först. nach 6 stündigem Trocknen im Hochvakuum bei 60° C über P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>

einen Trockenrückstand von 1,27-1,72 %, der auf seinen Gehalt an Ammoniak, an im Azeton löslichen und im Azeton fällbaren Substanzen untersucht wurde.

Es war nun von wesentlicher Bedeutung, zu prüfen, ob dem reinen Trockenrückstand ohne die Ameisensäure eine insektizide Wirkung zukommt. Diesbezügliche Versuche wurden wiederum mit Imagines von *C. granaria*, einem Insekt mit kräftiger Kuticula, sowie mit Altlarven von *K. flavicollis*, also sehr zarthäutigen Insekten, durchgeführt. Um einen

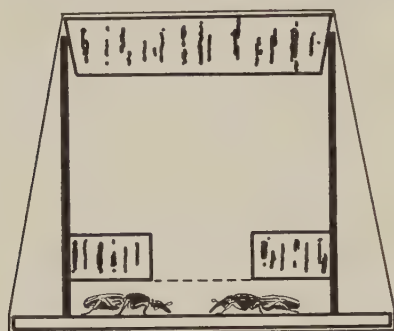


ABB. 2. — Anordnung zum Testen der insektiziden Wirkung des auf einem Deckglas aufgebrachten Trockenrückstandes von Ameisengift. Durch einen innen befindlichen Korkring mit Perlon-Gazebespannung werden die Testtiere zu ständigem Kontakt mit dem Film des Trockenrückstandes gezwungen.

ständigen engen Kontakt der Testtiere mit dem Gift zu gewährleisten, wurden sie in die durch Abb. 2 veranschaulichte Versuchsanordnung verbracht. Auf dem unten liegenden Deckglas wurde zunächst flüssiges Giftsekret aufgetropft, durch Wägungen wurden Frischgewicht und (nach 5 minütigem Verdampfen im Vakuum) Trockensubstanzmenge desselben genau festgestellt. Anschließend wurden die Tiere in einem Glasring auf dem Giftrückstand eingezwängt, wobei sie durch den Gaze-Korkring am seitlichen Hochklettern verhindert wurden, während der oben befindliche Korkabschluß ein vorzeitiges Entweichen etwa vorhandener flüchtiger Stoffe vermeiden sollte.

Imagines von *C. granaria* wurden auf einem Belag von 1 mg Trockensubstanz auf einer Fläche von 200 mm<sup>2</sup> exponiert. Diese Menge entspricht einer nativen Sekretmenge von 40–60 mg, d. h. dem Gift von 20–30 Ameisen ♂♂. Die Tiere verblieben 48 h unter ständiger Beobachtung, ließen jedoch nicht die geringste Schädigung erkennen. Ein ähnliches Ergebnis wurde mit Termitenlarven erzielt. Hier wurden die Tiere auf der gleichen Fläche einer Menge von 0,8 mg (entspricht einer Frischgiftmenge von 30 mg) exponiert, sie blieben völlig ungeschädigt, während sie durch eine entsprechende Frischgiftmenge in der Dampfphase innerhalb von 2 Stunden restlos abgetötet wurden.

Dieses Ergebnis führt zu der berechtigten Vermutung, daß die toxische Wirkung des Ameisengiftes vor allem durch die in ihm enthaltene Ameisensäure bedingt ist und daß die anderen Komponenten wenig oder keine diesbezügliche Wirkung besitzen, ein synergistischer Effekt kann allerdings vorläufig noch nicht ausgeschlossen werden. Nach STUMPER (1959) darf dem Rückstand eine duftphysiologische Bedeutung zugeschrieben werden. OTTO (1960) hat vergleichend die Kontaktwirkung von Ameisengift und 50 %-iger reiner Ameisensäure auf die menschliche Haut und Schmetterlingsraupen überprüft. Er kommt dabei zu prinzipiell gleichar-

tigen Ergebnissen, wie wir sie unter Ausschaltung jeder Kontaktwirkung in der Dampfphase erzielen konnten, es muß somit die Ameisensäure als wichtigste toxisch wirksame Substanz im *Formica*-Gift angesehen werden.

d. UNTERSUCHUNGEN ZUR BEEINFLUSSUNG DER ATMUNG VON INSEKTEN DURCH AMEISENGIFT. — Im Zusammenhang mit dem Ablauf von Insektizid-Begiftungen wird im allgemeinen der Gasstoffwechsel der Insekten in charakteristischer Weise beeinflusst (GÖSSWALD, 1958; 1960, a, b). Es erschien daher wünschenswert, unter Verwendung der manometrischen Technik nach WARBURG die Wirkung des Ameisengiftes auf den Stoffwechsel von Insekten zu erfassen.

#### Zur Methode :

Eine direkte Begiftung mit Ameisengift in der Gasphase innerhalb der Warburgtröge hätte es ermöglicht, den Gesamtablauf der Intoxikationswirkung an Hand der Aenderungen des  $O_2$ -Verbrauches zu registrieren. Jedoch ließ sich hierfür die direkte Eingasmethode nicht verwenden, da die erforderliche KOH die gasförmige HCOOH in kurzer Zeit absorbiert. Eine andere Methode ohne Verwendung von KOH, wie sie von LEVENBOOK (1951) beschrieben wurde, ließ sich trotz vielfältiger Versuche ebenfalls wegen des hohen Dampfdruckes der Ameisensäure im Warburggefäß nicht anwenden. Es blieb daher nur übrig, zunächst den Normalstoffwechsel der Versuchstiere 2 Stunden lang zu messen, sie dann zur Begiftung in die in Abb. 1. dargestellten Versuchströge zu bringen, um nach unterschiedlicher Expositionszeit und Rückübertragung in die Warburgtröge ihren Gasstoffwechsel weiter zu verfolgen. Die Kontrolltiere wurden gleichartig behandelt, jedoch zwischen den Warburg-Messungen in ein Versuchsgefäß ohne Ameisengift verbracht. Als günstigste Testobjekte erwiesen sich wiederum *Kaloterme*s-Altlarven in Gruppen von 15 Individuen, die außerordentlich gleichmäßig reagieren (GÖSSWALD, 1958, 1960, a) und deshalb zu übersichtlicheren Ergebnissen führten als die ebenfalls verwendeten Arten *C. granaria* und *M. vicia*.

In Tabelle 5 sind als Beispiel einige Messungen dargestellt. Ausgewählt wurden nur solche Versuche, in welchen am Ende der Messungen noch alle 15 Versuchstiere überlebten, da nur hier ein einwandfreier Vergleich des  $O_2$ -Verbrauchs vor und nach Begiftung möglich ist. In einer Reihe weiterer Versuche mit höheren Dosierungen oder längerer Expositionszeit war am Ende der Messungen ein Teil der Termiten tot. Da sie zu einem nicht genau festlegbaren Zeitpunkt während der Messungen abgestorben waren, konnte in solchen Fällen kein einwandfreier Vergleich mehr durchgeführt werden. Die Tab. 5 läßt erkennen, daß in allen Fällen, also auch dem Kontrollversuch, die Atmung im zweiten Versuchsabschnitt herabgesetzt ist. Jedoch ergibt sich im Kontrollversuch kein signifikanter Unterschied, ebenso auch nicht im Versuch Nr. 3. Dennoch zeigt sich deutlich, — dies gilt auch prinzipiell für die Versuche mit *M. vicia* und *C. granaria* — daß bei genügender Dosierung und Expositionszeit der  $O_2$ -Verbrauch herabgesetzt ist. Eine möglicherweise während der Exzitationsphase vorhandene Atmungssteigerung ließ sich bei unserer Versuchsanordnung leider nicht erfassen. Die angegebenen Werte sind das Mittel

TABELLE 5. — MESSUNG DES O<sub>2</sub>-VERBRAUCHES VON ALTLARVEN DER TERMITE *K. flavicollis* VOR UND NACH BEGIFTUNG MIT NATIVEM AMEISENGIFT IN DER DAMPPHASE. DIE BEGIFTUNG WURDE AUSSERHALB DER WARBURG-TRÖGE DURCHFÜHRT, DIE MESSUNG WAR WAHREND DER UNTERSCHIEDLICH LANGEN EXPOSITIONSZEIT UNTERBROCHEN.

Nr.	O <sub>2</sub> -VERBRAUCH in mm <sup>3</sup> /100 mg/15 min.		ANGABEN ZUR BEGIFTUNG.		STATISTISCHE BEARBEITUNG.		
	vor Begiftung (Mittel in 120 min).	nach Begiftung (Mittel in 180 min).	Dosis. (mg/cm <sup>3</sup> )	Exposi- tions- zeit. (min)	t	n	P
1	8,79	7,55	0,24	130	2,934	20	< 0,01
2	9,40	7,62	0,24	125	3,241	20	< 0,01
3	9,36	8,23	0,24	60	1,770	20	< 0,1 > 0,05
4	8,17	6,51	0,22	60	3,697	20	< 0,01
5	8,81	8,08	unbegiftete Kontrolltiere.		1,737	25	< 0,1 > 0,05

aus jeweils 20 Einzelmessungen. Trägt man die Einzelmeßpunkte graphisch auf, so stellt man eine sehr große Unregelmäßigkeit fest, die wohl darauf beruht, daß die Einzeltiere in den Gruppen zeitlich unterschiedlich reagieren, das erwähnte Ergebnis einer Atmungssenkung läßt sich daher nur statistisch erfassen. In diesem Zusammenhange sei darauf verwiesen, daß nach den Untersuchungen von OTTO (1960) die Ameisensäure auch durch die Tracheen in das Körperinnere eindringen kann. Bei den Versuchen in der Gasphase wird zweifellos die HCOOH mit der Atemluft in das Tracheensystem mit aufgenommen und wird auf Grund der nur geringen Kutikulardicke der Tracheen-Intima diese leicht durchdringen und zerstörend auf die dem Gasaustausch dienenden Zellschichten wirken können. Allein dadurch ließe sich ohne jeden anderen spezifischen Effekt eine Herabsetzung der Atmung erklären.

Es bleibt noch die Frage zu klären, ob der Trockenrückstand des Ameisengiftes für sich Störungen des Gasstoffwechsels verursachen kann. Die bisher hierzu durchgeführten Untersuchungen, bei denen die Exposition direkt im zentralen Einsatz der Warburg-Gefäße durchgeführt wurde, geben dafür keine Anhaltspunkte. Speziell die Wirkungen der Trockensub-



stanz müssen jedoch noch einer weiteren Untersuchung zugeführt werden, da mögliche Attraktiv- resp. Repellent-Effekte in unkontrollierbarer Weise die Bewegungsaktivität der Testtiere im Warburggefäß und damit den  $O_2$ -Verbrauch beeinflussen können.

### *Zusammenfassung.*

Ziel der Arbeit war die Untersuchung der insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes von *Formica polyctena* Först. Dabei wurde zur reproduzierbaren Prüfung der Wirkung der in diesem vorhandenen Ameisensäure das Gift zunächst in der Gasphase ausgetestet. Wenngleich die Ergebnisse im einzelnen stark streuen, zeigen sich doch Abhängigkeiten des insektiziden Effektes von der Dosis, der Expositionszeit und der Kutikularstärke der verwendeten Testtiere. Die zart-häutigen Aphiden und Termitenlarven sind dabei wesentlich anfälliger als Kornkäfer-Imagines. Vergleichsversuche mit 50 %iger reiner  $HCOOH$  führten zu ähnlichen Ergebnissen. Unter Verweis auf die Untersuchungen von STUMPER sowie eines der Verfasser über die Komponenten im Trockenrückstand des Ameisengiftes wird experimentell festgestellt, daß diesem allein keine insektizide Wirkung zukommt. Somit muß die Ameisensäure als wichtigste, auf Insekten toxisch wirksame Substanz im Gift der Kleinen Roten Waldameise angesehen werden. Bei Atmungsmessungen ergab sich eine Herabsetzung des  $O_2$ -Verbrauchs nach Begiftung in der Dampfphase.

### *Summary.*

The present investigation deals with the insecticidal action of the different constituents of the venom of *Formica polyctena* Först. on old larvae of *Kaloterms flavicollis* Fabr., *Calandra granaria* L. and apterous females of the aphid *Megoura viciae* Buckt.

The action of formic acid in the venom in the vapour state was tested first. Although the results were non-consistent, they showed a definite correlation between insecticidal action and dosage, exposure time and thickness of the cuticle of the insect under test. Aphids and termite larvae with their delicate integument were remarkably susceptible compared with the granary weevil. Similar results were obtained by using 50 % pure formic acid.

The dry residue of the venom was shown experimentally to have no insecticidal activity. This emphasises the importance of formic acid as the most active component of the small red forest ant venom from the insecticidal point of view.

It was found also that the  $O_2$ -consumption of the insects tested was greatly suppressed after exposure to the venom.

## LITERATUR

- BOESE (M.). — Beiträge zur Kenntnis des Ameisengiftes (*Diss. Med. Fak. Würzburg*, 1951).
- BLUM (M. S.), WALKER (J. R.), CALLAHAN (P. S.) et NOVAK (A. F.). — Chemical, Insecticidal and Antibiotic Properties of Fire ant Venom (*Science*, Washington, **128**, Nr. 3319, 306-307, 1958).
- FOREL (A.). — Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen (*Z. wiss. Zool.*, **30**, 28-68, 1878).
- GÖSSWALD (K.). — *Die rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene*, 1-160, Metta Kinau Verlag, Lüneburg, 1951.
- GÖSSWALD (K.). — Zum Wirkungsmechanismus von Thiodan (*Z. f. angew. Zool.*, **45**, 2, 129-151, 1958).
- GÖSSWALD (K.). — Beitrag zur Wirkungsweise des Insektizids Thiodan (*Verh. XI, Intern. Entomologen-Kongreß*, Wien, 1960, i. Dr.).
- GÖSSWALD (K.). — On the methods of controlling materials as to their being termite-proof, with particular consideration of physiological and biological data underlying the technique of control (*Proc. UNESCO-Symposium on Termites*, New Delhi, 1960, i. pr.).
- LEVENBOOK (L.). — The effect of carbon dioxide and certain respiratory inhibitors on the respiration of larvæ of the horse bot fly (*Gastrophilus intestinalis* De Geer) (*J. exp. Biol.*, **28**, 181-202, 1951).
- OSMAN (M. F. H.) et BRANDER (J.). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Giftes von Ameisen aus der Gattung *Formica* (*Z. f. Naturforschung*, **16b**, 749, 1961).
- OTTO (D.). — Ueber Gift und Giftwirkung der Roten Waldameise (*Formica polyctena* Först.) (*Zool. Anz.*, **164**, 42-57, 1960).
- PAVAN (M.). — Ricerche sugli antibiotici di origine animale (*La Ricerca Scientifica*, **19**, 9, 1011-1017, 1949).
- PAVAN (M.). — Potere insetticida della "iridomirmecina" e significato della sostanza nella biologia di *Iridomyrmex humilis* Mayr (*Formica argentina*) (*La Ricerca Scientifica*, **20**, 12, 1853-1855, 1950).
- PAVAN (M.). — Sull' attività insetticida della Iridomirmecina (*Dalle Memorie della Società Entomologica Italiana*, **30**, 107-132, 1951).
- PAVAN (M.). — *Significato chimico e biologico di alcuni Veleni di insetti*, 1-75, Pavia, 1958.
- PAVAN (M.). — Biochemical aspects of insect poisons (*Proc. IV. Int. Congr. Biochemistry*, 1958, **12**, 15-36, 1959).
- PAVAN (M.) et NASCIMBENE (A.). — Studi sugli antibiotici di origine animale (*Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, **88**, 1-8, 1949).
- PAVAN (M.) et RONCHETTI (G.). — Studi sulla morfologia esterna e anatomia interna dell' operaia di *Iridomyrmex humilis* Mayr e ricerche chimiche e biologiche sulla iridomirmecina (*Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, **94**, 3-4, 379-477, 1955).
- PAVAN (M.) et TRAVE (R.). — Études sur les *Formicidæ*. IV. Sur le venin du Doli-chodéride *Tapinoma nigerrimum* Nyl. (*Insectes Sociaux*, **5**, 3, 299-308, 1958).
- PRANTER (W.) et LÜDICKE (M.). — Die Bedeutung der Integumentbildungen der Insekten für die Wirksamkeit von  $\gamma$ -Hexachlorcyclohexan (*Z. angew. Entomol.*, **45**, 395-410, 1960).
- RONCHETTI (G.). — Ricerche sull' attività insetticida dell' Iridomirmecina (*Dalle Memorie della Società Entomologica Italiana*, **37**, 55-86, 1958).
- STUMPER (R.). — Le venin des Fourmis, en particulier l'acide formique (*C. R. Acad. Sciences*, Paris, **174**, 66-67, 1922).

- STUMPER (R.). — Nouvelles observations sur le venin des Fourmis (*C. R. Acad. Sciences*, **174**, 413-415, 1922).
- STUMPER (R.). — Le venin de Fourmis, en particulier l'acide formique (*Annales des Sciences Nat.*, **105-112**, 1922).
- STUMPER (R.). — Nouvelles recherches sur le venin des Fourmis (*C. R. Acad. Sciences*, **176**, 330-332, 1923).
- STUMPER (R.). — Le venin des Fourmis (*Strasbourg Médical*, **81**, 472-479, 1923).
- STUMPER (R.). — Ueber Schutz- u. Trutzsekrete der Ameisen (*Naturwissensch.*, **40**, 33-34, 1953).
- STUMPER (R.). — Ueber neue Komponenten des Ameisensäure-Sekretes der Formicinen (*Mitt. d. Schweizerischen Entom. Ges.*, **32**, 4, 374-380, 1959).
- STUMPER (R.). — Un nouveau constituant du venin acide des Fourmis (*C. R. Acad. Sciences*, **249**, 1154-1156, 1959).
- STUMPER (R.). — Die Giftsekretion der Ameisen (*Die Naturwiss.*, **20**, 457-463, 1960).
- VALCURONE (M. L.) et BAGGINI (A.). — Sulle sostanze antibatteriche di origine entomologica (*Bollettino I. S. M.*, **36**, 5-6, 283-305, 1957).
- WELLENSTEIN (G.). — Die Insektenjagd der Roten Waldameise (*F. rufa* L.) (*Z. angew. Entom.*, **38**, 185-217, 1954).





## TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

ANDRASFALVY (A.). — Mitteilungen ueber Daten des Hochzeitsfluges verschiedener Ameisenarten in Ungarn und Ergebnisse von Versuchen der Koloniegruendung im Formicar bei diesen Arten.....	299
BECK (H.). — Vergleichende Untersuchungen ueber einige Verhaltensweisen von <i>Polyergus rufescens</i> Latr. und <i>Raptiformica sanguinea</i> Latr.....	1
CHAUVIN (R.), COURTOIS (G.) et LECOMTE (J.). — Sur la transmission d'isotopes radio-actifs entre deux fourmilières d'espèces différentes ( <i>Formica rufa</i> et <i>Formica polyctena</i> ).....	99
COURTOIS (G.). — Voir CHAUVIN (R.).	
GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (C.). — Nouvelles recherches sur la systématique et l'ethnologie des Termites champignonnistes du genre <i>Bellicositermes</i> Emerson.	311
GRISON (P.) et RITTER (M.). — Effets du groupement sur l'activité et la ponte du Doryphore <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say (Col. Chrysomelidae).....	109
HÄLLDOBLER (B.). — Temperaturunabhängige rhythmische Erscheinungen bei Rossameisenkolonien ( <i>Camponotus ligniperda</i> Latr. und <i>Camponotus herculeanus</i> L.) (Hym. Form.).....	13
KLOFT (W.). — Voir OSMAN (M. F. H.).	
LECOMTE (J.). — Voir CHAUVIN (R.).	
LENSKY (Y.). — Les échanges de la nourriture liquide entre Abeilles aux températures élevées .....	361
LEVIN (M. D.). — Interactions among foraging honey bees from different apiaries in the same field.....	195
MARIKOVSKY (P. T.). — Material on sexual biology of the ant <i>Formica rufa</i> L.	23
MAURIZIO (A.). — Zuckerabbau unter der Einwirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdruesen und Mitteldarm der Honigbiene ( <i>Apis mellifica</i> L.) 3. Fermentwirkung waehrend der Ueberwinterung bei Bienen der <i>Ligustica</i> -Rasse .....	125
MONTAGNER (H.). — Voir NAULLEAU (G.).	
NACHTWEY (R.). — Tonerzeugung durch schwingende Membranen bei Ameisen ( <i>Plagiolepis</i> , <i>Leptothorax</i> , <i>Solenopsis</i> ) .....	369
NAULLEAU (G.) et MONTAGNER (H.). — Construction de cellules irrégulières chez <i>Apis mellifica</i> .....	203
NOIROT (C.). — Voir GRASSÉ (P. P.).	
OSMAN (M. F. H.) et KLOFT (W.). — Untersuchungen zur insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der kleinen roten Waldameise <i>Formica polyctena</i> Först.....	383

PAIN (J.). — Sur quelques facteurs alimentaires accélérateurs du développement des œufs dans les ovaires des ouvrières d'Abeilles ( <i>Apis m. L.</i> ).....	31
RITTER (R.). — Voir GRISON (P.).	
SANDS (W. A.). — Nest structure and size distribution in the genus <i>Trinervitermes</i> (Isoptera, Termitidæ, Nasutitermitinæ) in West Africa.....	177
SOULIÉ (J.). — Quelques notes éthologiques sur la vie dans le nid chez deux espèces méditerranéennes de <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera, Formicoidea)...	95
SOULIÉ (J.). — Les nids et le comportement nidificateur des Fourmis du genre <i>Cremastogaster</i> d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du Sud-Est.....	213
TOROSSIAN (Cl.). — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi d'Argentine : <i>Iridomyrmex humilis</i> (Hym. Form. Dolichoderidæ).....	189

---

# TABLE DES MATIÈRES

## CONTENUES DANS LE TOME VIII-1961

### Numéro I

Vergleichende Untersuchungen ueber einige Verhaltensweisen von <i>Polyergus rufescens</i> Latr. und <i>Raptiformica sanguina</i> Latr., von H. BECK.....	1
Temperaturnabhängige rhythmische Erscheinungen bei Rossameisenkolonien ( <i>Camponotus ligniperda</i> Latr. und <i>Camponotus herculeanus</i> L.) (Hym. Form.), von Bert HØELDOBLER.....	13
Material on sexual biology of the ant <i>Formica rufa</i> L., by P. I. MARIKOVSKY...	23
Sur quelques facteurs alimentaires accélérateurs du développement des œufs dans les ovaires des ouvrières d'Abeilles ( <i>Apis m. L.</i> ), par Janine PAIN.....	31
Quelques notes éthologiques sur la vie dans le nid chez deux espèces méditerranéennes de <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea), par J. SOULIÉ.....	95

### Numéro II

Sur la transmission d'isotopes radio-actifs entre deux fourmilières d'espèces différentes ( <i>Formica rufa</i> et <i>Formica polyctena</i> ), par Rémy CHAUVIN, Guy COURTOIS et Jacques LECOMTE. ....	99
Effets du groupement sur l'activité et la ponte du Doryphore <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say (Col. Chrysomelidæ), par P. GRISON et R. RITTER.....	109
Zuckerabbau unter der Einwirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdruesen und Mitteldarm der Honigbiene ( <i>Apis mellifica</i> L.). 3. Fermentwirkung während der Ueberwinterung bei Bienen der <i>Ligustica</i> -Rasse, von A. MAURIZIO .....	125
Nest structure and size distribution in the genus <i>Trinervitermes</i> (Isoptera, Termitidæ, Nasutitermitinæ) in West Africa, by W. A. SANDS.....	177
Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi d'Argentine : <i>Iridomyrmex humilis</i> (Hym. Form. Dolichoderidæ), par Cl. TOROSSIAN.....	189

### Numéro III

Interactions among foraging honey bees from different apiaries in the same field, by M. D. LEVIN.....	195
Construction de cellules irrégulières chez <i>Apis mellifica</i> , par Guy NAULLEAU et Hubert MONTAGNER.....	203
Les nids et le comportement nidificateur des Fourmis du genre <i>Cremastogaster</i> d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du Sud-Est, par J. SOULIÉ.....	213

*Numéro IV*

Mitteilungen ueber Daten des Hochzeitsfluges verschiedener Ameisenarten in Ungarn und Ergebnisse von Versuchen der Koloniegruendung im Formicar bei diesen Arten, von Andras ANDRASFALVY.....	299
Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des Termites champignonnistes du genre <i>Bellicositermes</i> Emerson, par Pierre-P. GRASSÉ et Charles NOIROT .....	311
Les échanges de la nourriture liquide entre Abeilles aux températures élevées, par Y. LENSKY.....	361
Tonerzeugung durch schwingende Membranen bei Ameisen ( <i>Plagiolepis</i> , <i>Lep-tothorax</i> , <i>Solenopsis</i> ), von Robert NACHTWEY.....	369
Untersuchungen zur insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der kleinen roten Waldameise <i>Formica polycтена</i> Fœrst., von M. F. H. OSMAN und W. KLOFT.....	383



---

*Published in France.*

*Le Gérant : GEORGES MASSON.*

---

Dépôt légal 1962 - 1<sup>er</sup> trimestre - N° d'ordre : 3664 - MASSON et C<sup>ie</sup>, éditeurs, Paris.

---

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ Paris, Corbeil-Essonnes.  
Dépôt légal 1962 - 1<sup>er</sup> trimestre - N° d'ordre : 3602.





*Auct. phot.*

Phototypie Brunissen - Paris

***Bellicositermes natalensis***







uct. phot.

**Bellicositermes natalensis**





ect. phot.

**Bellicositermes natalensis**







*Auct. phot.*

Phototypie Brunissen - Paris

**Bellicositermes natalensis**





*tuct. phot.*

**Bellicositermes natalensis**



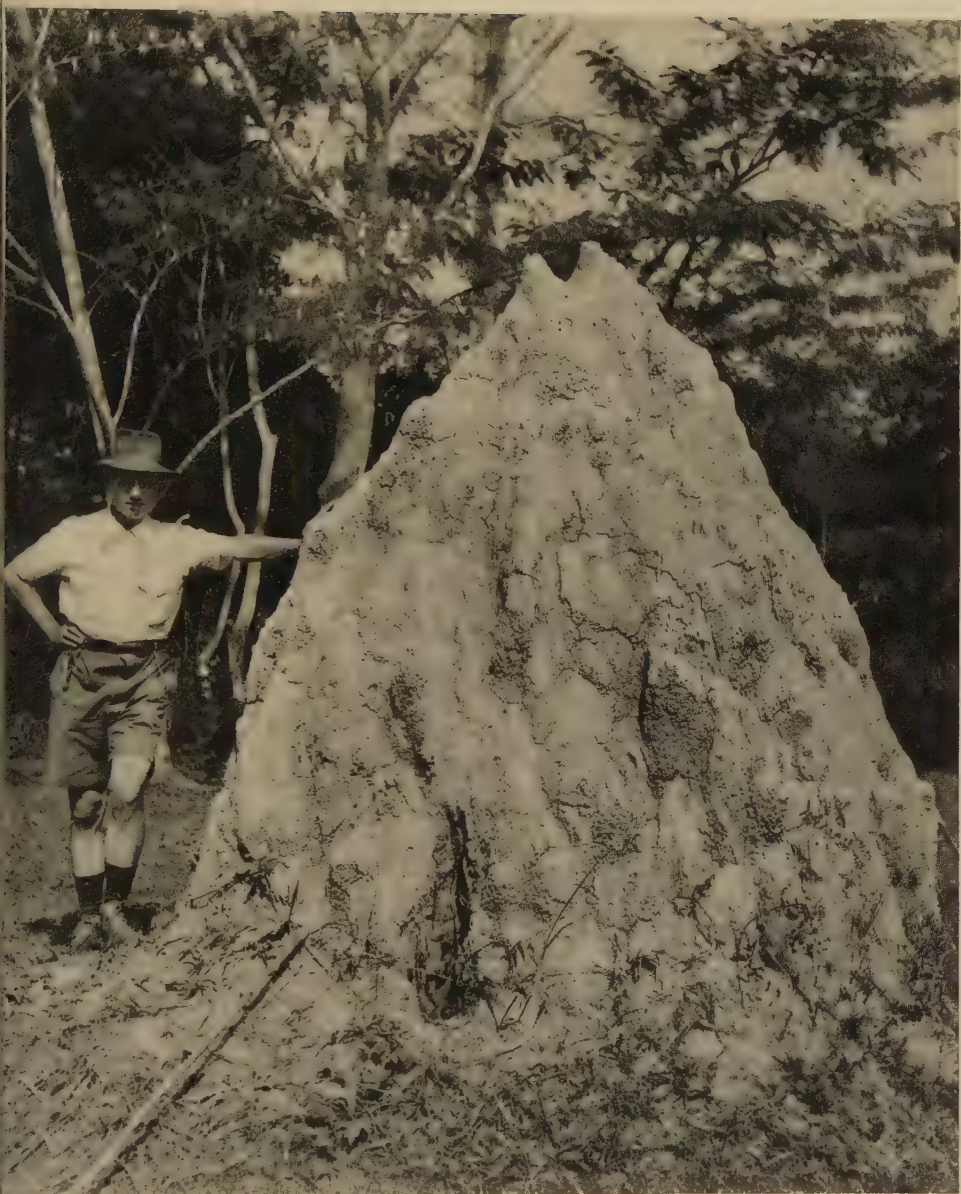




*Auct. phot.*

**Bellicositermes natalensis**





*Auct. phot.*

***Bellicositermes natalensis***







act. phot.

Phototypie Brunissen - Paris

**Bellicositermes natalensis**





*Auct. phot.*

**Bellicositermes natalensis**







*Auct. phot.*

**Bellicositermes natalensis**



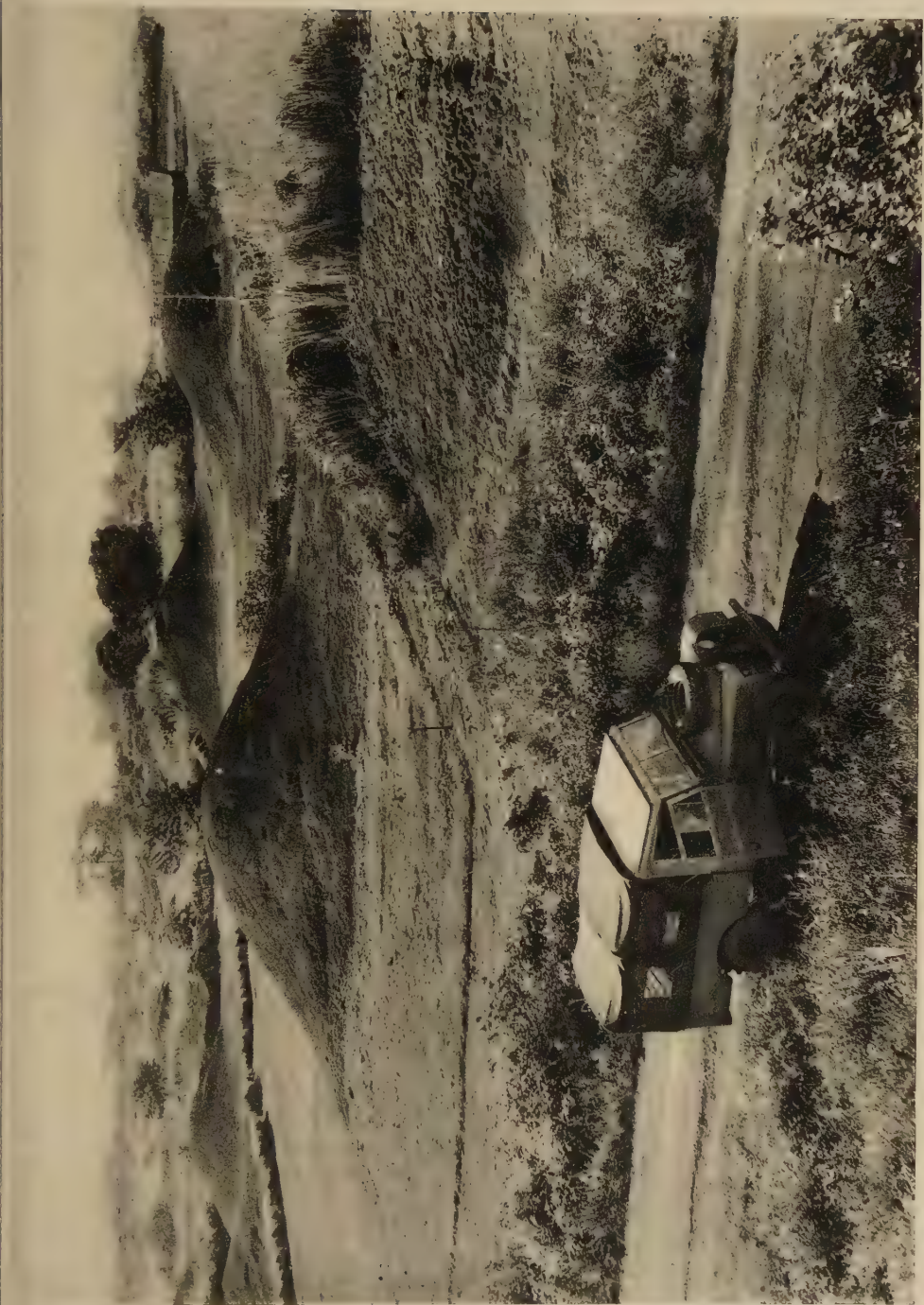


duct. phot.

**Bellicositermes natalensis**







*Auct. phot.*

Phototypie Brunissen - Paris

**Bellicositermes bellicosus rex.**



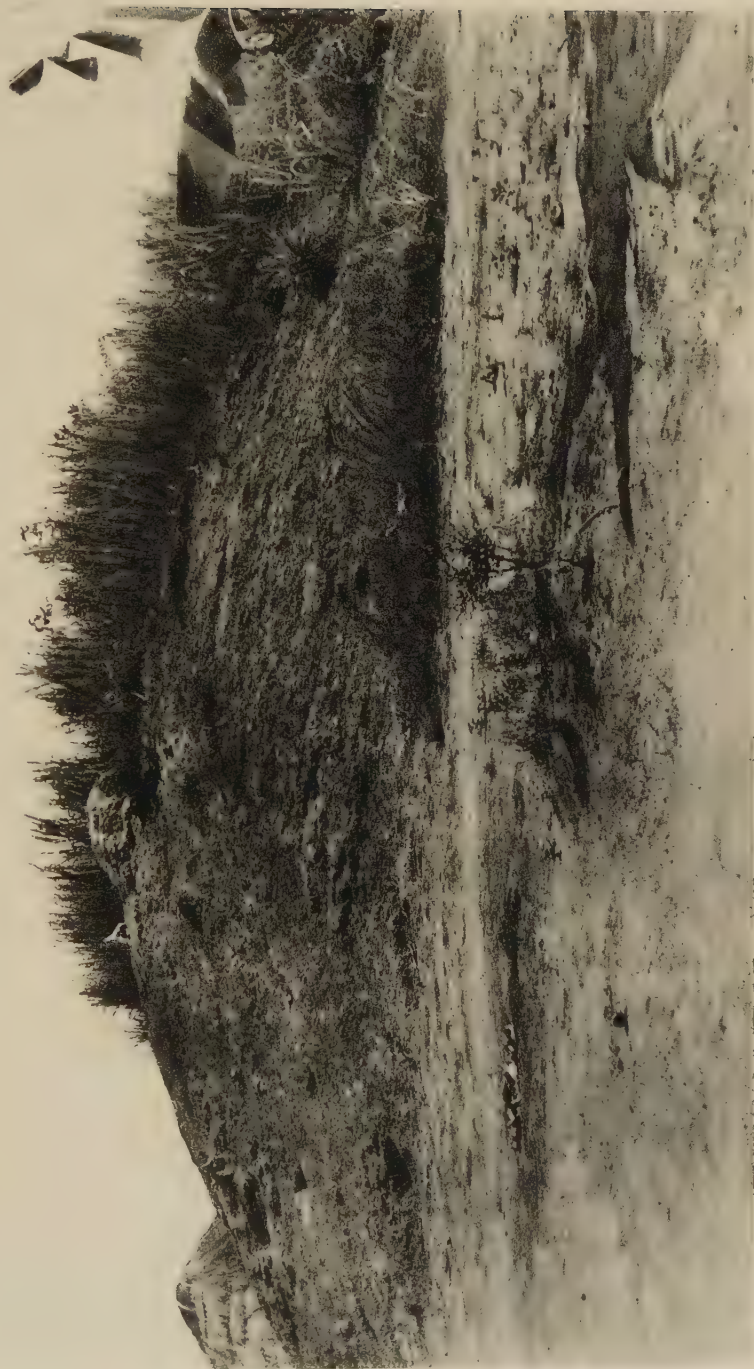


Auct. phot.

**Bellicositermes bellicosus rex.**







*Auct. phot.*

**Bellicositermes bellicosus rex.**





*Auct. phot.*

**Bellicositermes bellicosus**







uct. phot.

Phototypie Brunissen - Paris

**Bellicositermes bellicosus rex.**





phot.

*Bellicositermes bellicosus* rex.







duct. phot.

*Bellicositermes bellicosus rex.*







*Auct. phot.*

**Bellicositermès bellicosus rex.**







uct. phot.

Phototypie Brunissen - Paris

**Bellicositermes natalensis et Paltothyreus**





## NOTES POUR LES AUTEURS

*Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.

Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.

Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive.

Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.

Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.

Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.

La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).

Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : J. Lecomte, Laboratoire de Recherches Apicoles "La Guyonnerie", BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise) — France.

## DITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

— **Publications périodiques.** — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier.

2<sup>e</sup> partie (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 120 NF. Étranger : 150 NF.

Tirage à part, 2<sup>e</sup> partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 61 NF. Étranger : 66 NF.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 19 NF. Étranger : 24 NF.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V<sup>e</sup>). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 45 NF. Étranger : 50 NF.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI<sup>e</sup>).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 8 NF. Étranger : 10 NF.

Prix du numéro : France : 2,20 NF. Étranger : 2,75 NF.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

— **Ouvrages.** — Franklin PIERRE : *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune. . . . . 32 NF.

— **Colloques internationaux.** — XXXII : *Écologie*. . . . . 27 NF.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*. . . . . 25 NF.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII<sup>e</sup>) C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.



## SOMMAIRE

---

Mitteilungen über Daten des Hochzeitsfluges verschiedener Ameisenarten in Ungarn und Ergebnisse von Versuchen der Koloniegründung im Formicar bei diesen Arten, von Andras ANDRASFALVY .....	299
Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre <i>Bellicositermes</i> Emerson, par Pierre-P. GRASSÉ et Charles NOIROT .....	311
Les échanges de nourriture liquide entre abeilles aux températures élevées, par Y. LENSKY .....	363
Tonerzeugung durch schwingenden Membranen bei Ameisen ( <i>Plagiolepis</i> , <i>Leptothorax</i> , <i>Solenopsis</i> ), von Robert NACHTWEY .....	369
Untersuchungen zur insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der kleinen roten Waldameise <i>Formica polycтена</i> Foerst, von M. F. H. OSMAN und W. KLOFT .....	383

---